

**Variations du trajet du nerf ulnaire (*ulnaris*)
et de l'innervation des muscles dorsaux de la jambe
chez les Lacertiliens (Reptiles, Squamates) :
valeur systématique et application phylogénique**

par Robert JULLIEN et Sabine RENOUS-LÉCURU *

Résumé. — L'étude des variations du trajet du nerf ulnaire et de l'innervation des muscles dorsaux de la jambe chez les Lacertiliens nous a permis de mettre en évidence un certain nombre de faits intéressants pour la systématique de cette catégorie de Reptiles : l'isolement, au sein des Iguanidés, des formes malgaches, la subdivision des représentants américains de cette famille en trois lots, Iguaninés, Anolinés-Basiliscinés, Tropicuriné-Scéloporinés, l'archaïsme des Gerrosauridés et leur hétérogénéité, ce dernier trait caractérisant aussi les Cordylidés et les Lacertidés. Chez les Anguimorphes enfin, les Hélodermatidés s'avèrent totalement différents des deux familles avec lesquelles on les range habituellement dans le groupe des Varanoïdes : les Lanthanotidés et les Varanidés. Par contre, ils montrent certaines affinités avec le second groupe d'Anguimorphes, les Anguioïdes. Ce fait illustre bien les difficultés qu'éprouvent les auteurs à ranger les Hélodermatidés dans l'une ou l'autre de ces superfamilles.

En dehors de ces constatations d'ordre systématique, cette étude nous a permis de formuler un certain nombre d'hypothèses concernant la paléobiogéographie et la phylogénie des Lacertiliens. Tout d'abord, il semble que trois de leur quatre infra-ordres, Iguanien, Scincomorphes et Anguimorphes, aient formé, à un moment donné de leur histoire, un ensemble homogène sur un continent austral dont devaient sortir notamment l'Amérique du Sud, l'Afrique et Madagascar. Cette île, qui paraît avoir abrité, dès son individualisation, les Iguanidés qu'elle nous présente encore aujourd'hui et qui nous ont paru totalement différents de ceux du reste du monde, n'aurait été que secondairement envahie par les Chaméléonidés. Ces derniers pourraient avoir une origine uniquement africaine, totalement distincte donc de celle des Agamidés qui ont trois genres africains mais qui paraissent avoir eu un foyer de dispersion différent, beaucoup plus oriental, indomalais peut-être. Les affinités que les Agamidés présentent avec les Chaméléonidés à propos de l'acrodontie et celles que nous avons mises en évidence entre cette dernière famille et les Iguanidés malgaches pourraient s'expliquer, à notre avis, par la situation géographique intermédiaire occupée initialement par les Chaméléonidés entre les deux autres groupes.

Parmi les Scincomorphes, enfin, les Lacertidés se composeraient de deux lots très tôt séparés : l'un, africain, présentant avec les Téiidés un caractère commun, l'autre, eurasiatique ne montrant aucune ressemblance avec la grande famille américaine de Lézards.

Abstract. — The study of the ulnar nerve course and of the nerves supply for the dorsal muscles in the leg of the Lacertilia, leads to interesting systematical remarks : among Iguanidae, the malagasian forms are isolated, and the american forms subdivided into three parts : Iguaninae, Anolinae-Basiliscinae, Tropicurinae-Sceloporinae, we may notice also the archaism of Gerrosauridae and the heterogeneity of Cordylidae and Lacertidae. In Anguimorpha, the Helo-

* *Laboratoire d'Anatomie comparée du Muséum national d'Histoire naturelle, 55, rue de Buffon, 75005 Paris.*

dermatidae are very different from the two other Varanoidea families : Lanthanotidae and Varanidae. On the other hand, they show some affinities with Anguioidea.

This study also permitted us to state palaeobiogeographical and phylogenical hypotheses. First, three of the four Lacertilian infra-orders, Iguania, Seineomorpha and Anguimorpha, seem to have formed, in a precise moment of their history, one homogeneous mass on an austral continent, at the origin of South America, Africa and Malagasy. The latter region, which sheltered, since its formation, among the Iguanidae those which now look very different of the others, would had receive more lately the Chameleonidae. The latter family would have had an african origin entirely distinct of the Agamidae origin. Although this family possessed three african genus, it seems that its center of dispersion must be looked for in the east. The geographical situation initially occupied by the Chameleonidae, would be able to explain the affinities between them and the Agamidae, and between them and the malagasian Iguanidae.

In Seineomorpha, Lacertidae would consists of two parts, the african part presenting a character common with the Teiidae, the eurasiatic part without any resemblance to this large american family of lizards.

Pendant longtemps la systématique des Vertébrés inférieurs s'est nourrie, essentiellement, de deux types de critères : les uns externes, fournis par l'observation attentive des animaux en peau, les autres internes, tirés de l'examen de la charpente osseuse et des dents. L'importance de ces deux niveaux traditionnels d'investigation n'échappe évidemment à personne : l'un, superficiel, donnant au zoologue la matière la plus immédiatement accessible de ses reconnaissances, l'autre procurant au paléontologue le fondement de ses comparaisons avec les faunes disparues. Toutefois, un animal ne se réduit pas à la peau et aux os et l'examen des viscères a déjà montré tout le bénéfice que l'on pouvait attendre de recherches effectuées sur les autres éléments de l'organisme qui forment l'essentiel de la masse animale. L'étude des muscles, et celle des nerfs qui leur apportent l'influx, ne déçoit pas cette espérance ; par certains de leurs traits ils constituent de bons guides systématiques.

Dans une note précédente (1971) nous avons montré que le mode d'innervation de la loge dorsale de l'avant-bras permettait de distinguer les Lacertiliens de tous les autres Tétrapodes excepté des Amphibéniens. Nous allons voir maintenant quelles incidences systématiques engendre au sein même de l'ordre l'étude des variations de trajet de certains nerfs métazonaux. Il n'est pas question, bien sûr, de remettre en cause ici les grands traits de la classification de ce groupe ; nos caractères n'y suffiraient pas. Il s'agira seulement d'en préciser quelques détails et surtout de susciter à son sujet un certain nombre de réflexions, source elles-mêmes, nous l'espérons, de nouvelles recherches.

Nous distinguerons dans ce travail quatre chapitres. Nous présenterons dans le premier les caractères concernés et dans le second leurs répartitions systématique et géographique. Les constatations auxquelles nous aboutirons nous permettrons de discuter, dans un troisième chapitre, de la valeur de ces caractères. Ceci nous amènera à formuler en dernier lieu un certain nombre de remarques sur la classification et l'évolution des Lacertiliens.

LISTE DES ESPÈCES ÉTUDIÉES

IGUANIDÉS

- Amblyrhynchus cristatus* Bell
Anolis auratus (Daud.)
Anolis equestris Merr.
Anolis princeps Blgr.
Basiliscus vittatus Wieg.
Brachylophus fasciatus (Brong).
Callisaurus draconoides Blainv.
Chalarodon madagascariensis Peters
Chamaeleolis chamaeleonides (D. et B.)
Conolophus subcristatus Gray
Corytophanes hernandezii Wieg.
Crotaphytus collaris collaris Holbr.
Ctenosaura acanthura Shaw
Cupriganus ahalensis Gallardo
Cyclura carinata Harlan
Diplolaemus bibroni Bell
Dipsosaurus dorsalis Baird et Girard
Enyalioides laticeps festae Paracea
Enyliosaurus quinquicarinatus (Gray)
Enyalus bibroni Blgr.
Holbrookia texana (Troschel)
Iguana iguana (Linné)
Laemantus longipes Wieg.
Leiocephalus carinatus Gray
Liolaemus kingi (Bell)
Liolaemus nigromaculatus (Wieg.)
- Liolaemus nitidus* Gravenh.
Liosaurus belli D. et B.
Morunasaurus annularis (O'Shang)
Oplurus sebae D. et B.
Phenacosaurus heterodermus (A. Dum.)
Phymaturus palluma (Molina)
Phrynosoma cornutum Gray
Plica plica (Linné)
Polychrus marmoratus Merr.
Proctotretus pectinatus (D. et B.)
Sauromalus ater A. Dum.
Sceloporus undulatus Fitzing.
Stenocercus roseiventris d'Orb.
Stenocercus humeralis Günth.
Strobilurus torquatus (Wieg.)
Tropidurus albemarlensis Baur.
Tropidurus delanonis Baur.
Tropidurus peruvianus Lesson
Tropidurus torquatus hispidus (Spix)
Uma scoparia Cope
Uracentron azureum Kaup
Uraniscodon superciliosa (Linné)
Urosaurus graciosus Hallow
Urostrophus vauieri D. et B.
Uta elegans Yarrow
Uta thalassina Cope

AGAMIDÉS

- Acanthosaura armata* (Hardwick et Gray)
Acanthosaura crucigera Blgr.
Agama atra Daudin
Agama bibronii A. Dum.
Agama stellio (Linné)
Amphibolurus barbatus Wiegm.
Aphaniotis fusca Peters
Ceratophora stoddartii Gray
Calotes marmoratus (Peters)
Charasia blanfordiana (Blanf)
Clamydosaurus kingii Gray
Cophotis ceylanica Peters
Diporiphora australis (Steind.)
Draco maculatus Cantar
Draco volans Linné
Harpesaurus beccarii Doria
- Japalura polygonata* (Hallow)
Liolepis bellii Cantar
Lophura amboinensis (Schlosser)
Lyriocephalus scutatus Wagl.
Moloch horridus Gray
Otocryptis bivittata Wiegm.
Paracalotes poilani Bourret
Phrynocephalus helioscopus Wagl.
Phrynocephalus mystaceus (Pallas)
Physignathus cochinchinensis Günth.
Salea anamallayana Beddome
Tympanocryptis cephalus Günther
Sitana ponticeriana Cuvier
Uromastix acanthinurus Bell
Uromastix hardwickii Gray

CHAMÉLÉONIDÉS

Chamaeleo lateralis Gray
Chamaeleo pardalis Cuvier
Chamaeleo parsonii Cuvier
Chamaeleo verrucosus Cuvier

Chamaeleo chamaeleon (Linné)
Leandria perarmata Angel
Brookesia spectrum (Buch.)

GECKONIDÉS

Aeluronyx seychellensis (D. et B.)
Agamura persicu (A. Dum.)
Alsophylax tuberculatus (Blanf)
Alsophylax pipiens (Pallas)
Ancylodactylus spinicollis Müller
Aristelliger praesignis Cope
Ceramodactylus doriae Blanf.
Cnemaspis africana (Werner)
Cosymbotus craspedotus (Mocq.)
Blaesodactylus boivini A. Dum.
Dactylchilikion braconnieri Thom.
Diplodactylus vittatus Gray
Ebenavia inunguis Boettg.
Gecko verticillatus Linné
Geckolepis maculata Peters
Geckonia chazaliae Mocq.
Gehyra vorax Girard
Gonatodes albogularis fuscus A. Dum.
Gymnodactylus arnouxi A. Dum.
Hemidactylus bowringii (Blyth.)
Hemidactylus frenatus D. et B.
Hemidactylus platyrurus Wiegman.
Holodactylus africanus Boettg.
Homonota darwini (Bell.)
Homopholis fasciata (Blgr.)

Hoplodactylus pacificus Gray
Lepidactylus lugubris Fitzinger.
Lepidactylus cyclurus Blgr.
Lygodactylus grandisonae Pasteur
Nautilinus elegans Gray
Oedura ocellata Blgr.
Pachydactylus bibronii Smith.
Phelsuma cepedianum Gray
Phelsuma madagascariensis (D. et B.)
Phyllodactylus bastardi Mocq.
Ptenopus garullus (Smith)
Ptychozoon homalocephalum Kuhl
Ptyodactylus lobatus Gray
Pristurus insignis Blanf.
Quedenfeldtia trachyblepharus (Boettg.)
Rhacodactylus leachianus Bocage
Saurodactylus mauritanicus (D. et B.)
Sphaerodactylus copei Steind.
Stenodactylus guttatus Cuvier
Stenodactylus tripolitanus
Tarentola senegalensis (Steind.)
Teratolepis fasciata Günth.
Teratoscincus scincus (Schleg.)
Thecadactylus rapicaudus (Houtt.)
Tropicolotes helenae Nikolski

EUBLÉPHARIDÉS

Coleonyx elegans Gray
Eublepharis macularius Theob.

Psilodactylus caudicinctus A. Dum.

UROPLATIDÉS

Uroplates fimbriatus (Schneid.)

XANTUSIIDÉS

Lepidophyma flavomaculatum A. Dum.
Xantusia vigilis Baird

Xantusia riversiana Cope

PYGOPODIDÉS

Pygopus lepidotus Merr.

SCINCIDÉS

Ablepharus boutonii Strauch.
Chalcides ocellatus (Forsk.)
Chalcides chalcides (Linné)
Egernia cunninghami (Gray)
Eumeces algeriensis (D. et B.)
Mochlus fernandi (Burton)
Lygosoma telfairi (Desjard.)
Mabuia maculilabris (Müller)

Macroscincus coctaei Bocage
Ophiomorus breviceps (Blanf.)
Scelotes astrolabi (D. et B.)
Scincus fasciatus Peters
Scincus officinalis Laur.
Tiliqua scincoïdes Fitzing.
Trachydosaurus rugosus (Gray)
Tropidophorus bermorii Theob.

GERRHOSAURIDÉS

Gerrhosaurus nigrolineatus Hallow
Tetradactylus seps (Linné)
Tetradactylus tetradactylus (Lacép.)

Tetradactylus tetradactylus lacepedii (D. et B.)
Tracheloptychus madagascariensis Peters
Zonosaurus madagascariensis Boett.

CORDYLIDÉS

Chamaesaura anguina Schneid.
Cordylus cataphractus Boie
Cordylus giganteus Smith

Platysaurus guttatus Smith
Pseudocordylus microlepidotus (Cuvier)

LACERTIDÉS

Acanthodactylus vulgaris (D. et B.)
Algiroides alleni Barb.
Eremias guttulata D. et B.
Holaspis guentheri Gray
Ichnotropis squamulosa Peters
Lacerta muralis (Laurenti)
Lacerta lepida Daud.
Lacerta viridis D. et B.
Latastia spinalis Peters

Latastia longicaudata (Reuss)
Nucras delalandii (M. Edw.)
Ophisops elegans Ménétr.
Poromera fordii Hallow
Psammodrommus algirus (Linné)
Scapteira knoxii (M. Edw.)
Takydromus tachydromoides (Schelg.)
Tropidosaura montana D. et B.

TÉIIDÉS

Alopioglossus carinicaudatus Cope
Ameiva chrysoleoma Cope
Ameiva surinamensis Cope
Arthrosaura kockii (V. Lidth de Jeude)
Bachia intermedia Gray
Callopiastes maculatus Gravenhsh.
Cnemidophorus gularis Baird et Girard
Crocodylurus lacertinus Daud.
Dicrodon guttulatum D. et B.
Echinosaura horrida Blgr.
Ecleopus affinis Peters
Euspondylus brevifrontalis Blgr.
Heterodactylus imbricatus Spix

Iphisa elegans Gray
Neusticurus bicarinatus D. et B.
Pantodactylus schreibersii (Wiegman)
Pholidobolus montium (Peters)
Placosoma cordylinum (Iscludi)
Prionodactylus oshanghnessgi (O'Shanghn.)
Proctoporus striatus Peters
Teius teyou Fitzing.
Tretioscincus bifasciatus Cope
Tretioscincus laevicaudatus Cope
Tupinambis nigropunctatus Spix
Tupinambis teguixin (Linné)

ANGUIDÉS

Diploglossus fasciatus Wieg.
Gerrhonotus coeruleus Wieg.

Gerrhonotus fimbriatus (Cope)

XÉNOSAURIDÉS

Xenosaurus grandis Cope

HÉLODERMATIDÉS

Heloderma horridum Wieg.

Heloderma suspectum Baird

LANTHANOTIDÉS

Lanthanotus borneensis Steind.

VARANIDÉS

Varanus bengalensis D. et B.
Varanus griseus (Daud.)

Varanus niloticus D. et B.
Varanus exanthematicus Merr.

I. — VARIATIONS ÉTUDIÉES

1) BREF HISTORIQUE

Depuis longtemps ces variations ont retenu l'attention de certains anatomistes. HAINES (1950), au membre thoracique, et GADOW (1881), au membre pelvien, ont montré, sur un matériel pourtant restreint, leur intérêt systématique. Aucune recherche depuis lors n'étant venue relayer la leur, nous avons résolu de la reprendre et de l'étendre au plus grand nombre possible de Lacertiliens. Dans un premier temps nous avons travaillé et publié indépendamment l'un de l'autre sur le membre thoracique (LÉCURU, 1967) et pelvien (JULLIEN, 1967). Depuis, notre matériel s'étant considérablement enrichi, nous avons résolu d'élargir notre champ d'investigation. Grâce à l'obligeance de M. le Professeur GUIBÉ, qui a mis à notre disposition les riches collections de son Laboratoire d'Herpétologie, au Muséum, pratiquement toutes les familles de Lacertiliens entrant dans le cadre de cette étude sont maintenant représentées et souvent abondamment. Une seule nous manque, celle des Shinisauridés dont l'unique genre, très rare et absent des collections parisiennes, n'a pu nous être communiqué. Toutefois, comme cette famille fait partie du vaste ensemble des Anguioïdes, bien illustré par ailleurs dans notre matériel, nous pouvons considérer que nos conclusions concernent toutes les superfamilles de l'ordre. Dans les descriptions qui vont suivre, les noms des nerfs et des muscles seront empruntés à RIBBING (1938). Les cartes de répartition géographique que nous donnerons ont été essentiellement élaborées à partir du catalogue de BOULENGER (1887). Comme cet ouvrage est déjà ancien, elles sont peut-être incomplètes et donc susceptibles d'amélioration.

2) L'ULNAIRE

(Fig. 1)

Il se destine à des muscles de la loge ventrale du zeugopode. Parfois issu directement du plexus, il forme le plus souvent l'une des branches du grand tronc fléchisseur du membre (*n. flexor brachialis*). C'est le niveau auquel il en émerge qui conditionne son trajet ultérieur. Deux cas peuvent se présenter : dans l'un, il apparaît momentanément en surface, dans l'autre il reste toujours caché. On observe le premier lorsque le nerf s'individualise avant l'épiphyse humérale distale. Il monte alors des régions profondes du membre où circule le fléchisseur brachial et aborde le coude superficiellement. Il le franchit près du bord postérieur en passant crânialement ou caudalement à l'entépicondyle. Ensuite, il plonge vers les muscles antibrachiaux les plus proches, épitrochléo-anconé (*m. epitrochleo-anconeus*) et fléchisseur ulnaire (*m. flexor ulnaris*) et disparaît généralement en amont du premier. Il les innerve successivement puis descend sous le second jusqu'au carpe. Le second type

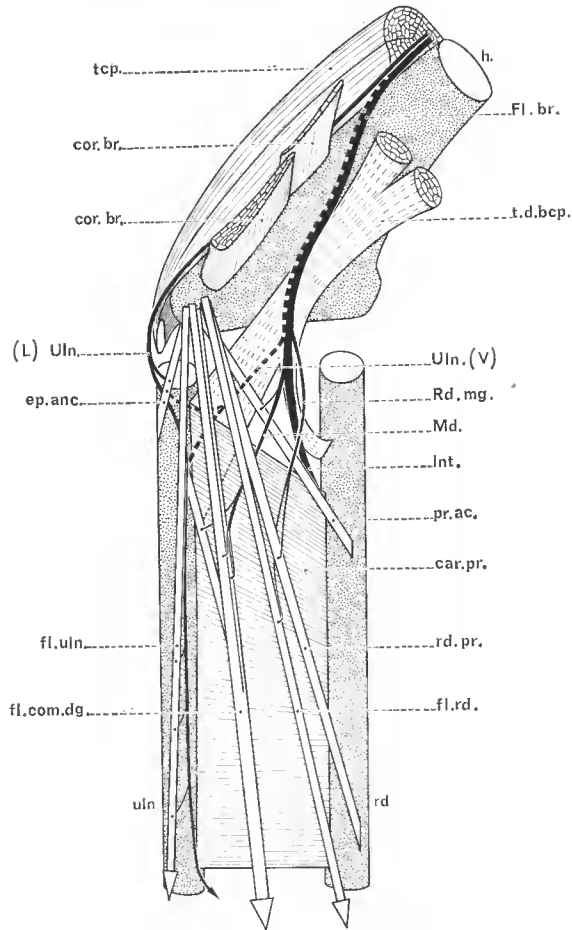


FIG. 1. — Membre antérieur. Représentation schématique des muscles de la loge ventrale du zeugopode et du trajet des nerfs fléchisseur brachial, médian et ulnaire. Le dernier est figuré en trait plein pour le type lacertide et en tirets pour le type varanide.

car.pr., carré pronateur ; *cor.br.*, coraéo-brachial ; *ep.anc.*, épitrochléo-aneoné ; *Fl.br.*, nerf fléchisseur brachial ; *fl.com.dg.*, fléchisseur commun des doigts ; *fl.rd.*, fléchisseur radial du carpe ; *fl.uln.*, fléchisseur ulnaire du carpe ; *h.*, humérus ; *Int.*, nerf interosseux ; *Md.*, nerf médian ; *pr.ac.*, pronateur accessoire ; *rd.*, radius ; *Rd.mg.*, nerf radial marginal ; *rd.pr.*, rond pronateur ; *tcp.*, triceps ; *t.d.bcp.*, tendon distal des muscles biceps et brachial ; *uln.*, ulna (= eubitus) ; *Uln.*, nerf ulnaire ; *(L) Uln.*, trajet du nerf ulnaire dans le type lacertide ; *Uln. (V)*, trajet du nerf ulnaire dans le type varanide.

de trajet apparaît lorsque l'ulnaire constitue l'une des terminales du tronc fléchisseur brachial. Il se différencie au niveau du pli du coude, c'est-à-dire après l'épiphysse humérale distale. Émergeant de la fourche formée par le tendon distal du biceps brachial (*m. biceps brachii*), il se dirige vers la partie postérieure de l'articulation et atteint aussitôt la face profonde des muscles brachiaux précédemment cités, qu'il innerve toujours. Ici, toutefois,

il aborde le fléchisseur ulnaire avant l'épitrochléo-aneoné. Il retrouve ensuite un pareours identique au premier.

Ces deux types de trajet ont été respectivement qualifiés de « Lacertide (L) » et de « Varanide (V) » par HAINES qui n'a pas signalé les variantes du premier. L'une d'elles nous paraît particulièrement intéressante : elle permet à l'ulnaire de s'introduire dans la musculature antibrachiale, non pas en amont de l'épitrochléo-aneoné, mais entre lui et le fléchisseur ulnaire. En rapprochant le point de pénétration du nerf du second de ces muscles, premier abordé dans le type Varanide, cette variation constitue en quelque sorte un intermédiaire morphologique entre les deux types de trajet. Nous l'appellerons L'.

3) L'INNERVATION DES MUSCLES DORSAUX DE LA JAMBE

(Fig. 2)

Elle dépend quelquefois de deux nerfs, péronier (*n. peroneus*) et interosseux (*n. interosseus*) mais le plus souvent de l'un d'eux. Le premier, quand il existe, est exclusivement destiné à ces muscles qu'il innerve entièrement ou en partie. Il est parfois individualisé dès le plexus, mais le plus souvent il forme l'une des branches du grand sciatique (*n. ischiadicus*) qu'il abandonne toujours avant le genou. Alors que le tronc principal poursuit son chemin dans les régions profondes et ventrales du membre, le péronier apparaît sur la face caudale de la cuisse, à proximité de l'articulation stylo-zeugopodique, entre les tendons des muscles ilio-fibulaire (*m. ilio-fibularis*) et ilio-extenseur (*m. ilio-extensorius*). De là, il se dirige vers la loge dorsale de la jambe dans laquelle il disparaît précocement entre le faisceau antérieur de l'extenseur fibulaire du tarse (*m. extensor tarsi fibularis*) et l'extenseur commun des doigts (*m. extensor digitorum communis*).

L'interosseux, lui, est toujours présent. Prolongement du tronc grand sciatique dans la loge ventrale de la jambe, il ne dessert généralement que des muscles ventraux. Quelquefois, cependant, il émet un rameau qui passe, entre tibia et péroné, dans la loge dorsale pour prendre en charge tout ou partie de son innervation. Quand le péronier est absent il contrôle entièrement cette loge et nous avons affaire au type d'innervation B (JULLIEN, 1967) ; quand le péronier est seul présent, au type d'innervation A. A la différence de ce que nous avons vu au membre antérieur, l'un des deux types ne dérive pas de l'autre, puisque ce qui caractérise l'un fait défaut à l'autre et vice-versa ; tous deux proviennent d'un troisième (cf. LÉCURU et JULLIEN, 1971) qui peut les engendrer par la réduction, puis par la disparition du rameau de l'interosseux ou du nerf péronier.

Comme nous le verrons, quelques rares Lacertiliens possèdent encore le dispositif synthétique initial ; un plus grand nombre montre des dispositions intermédiaires entre celui-ci et les types achevés qui sont, de loin, les plus fréquents. Une flèche double reliant A et B indiquera, dans les tableaux qui vont suivre, la présence d'un type synthétique ; une flèche dirigée vers A ou B signalera l'inachèvement de ceux-ci.

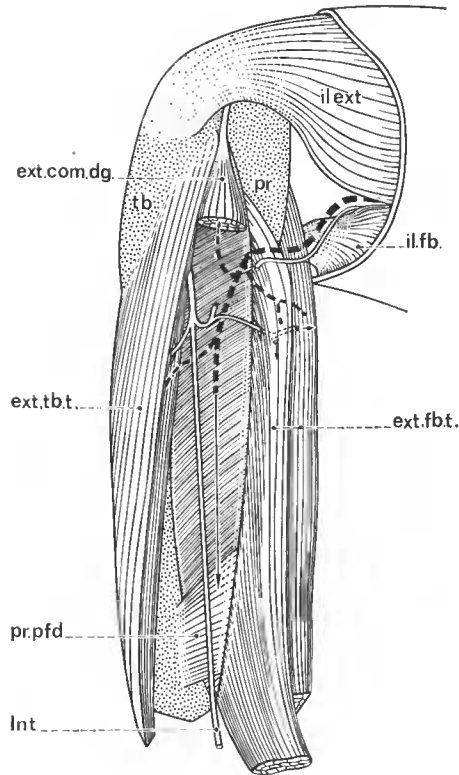


FIG. 2. — Représentation du type d'innervation A (en trait plein) et B (en tirets). On remarquera qu'un petit nerf longeant le nerf péronier (tirets) est figuré en trait plein : il s'agit du rameau peaucier du péroné qui persiste chez tous les animaux de type B, excepté, semble-t-il, chez les Chaméléonidés.

ext.com.dg., extenseur commun des doigts ; *ext.fb.t.*, extenseur fibulaire du tarse ; *ext.tb.t.*, extenseur tibial du tarse ; *il.ext.*, ilio-extenseur ; *il.fb.*, ilio-fibulaire ; *Int.*, nerf interosseus ; *pr.*, péroné ; *pr.pfd.*, pronateur profond ; *tb.*, tibia.

II. — RÉPARTITION SYSTÉMATIQUE ET GÉOGRAPHIQUE DES CARACTÈRES ÉTUDIÉS

Nous examinerons successivement les Iguaniens (*Iguania*), les Geckotiens (*Gekkota*), les Scincomorphes (*Scincomorpha*) et les Anguimorphes (*Anguimorpha*).

Les Iguaniens (fig. 3)

Ils groupent trois familles, Iguanidés, Agamidés et Chaméléonidés et montrent une vaste répartition. Les Iguanidés peuplent tout le Nouveau Monde et deux régions qui en sont fort éloignées, Madagascar d'une part, les archipels voisins des îles Fidji et Tonga

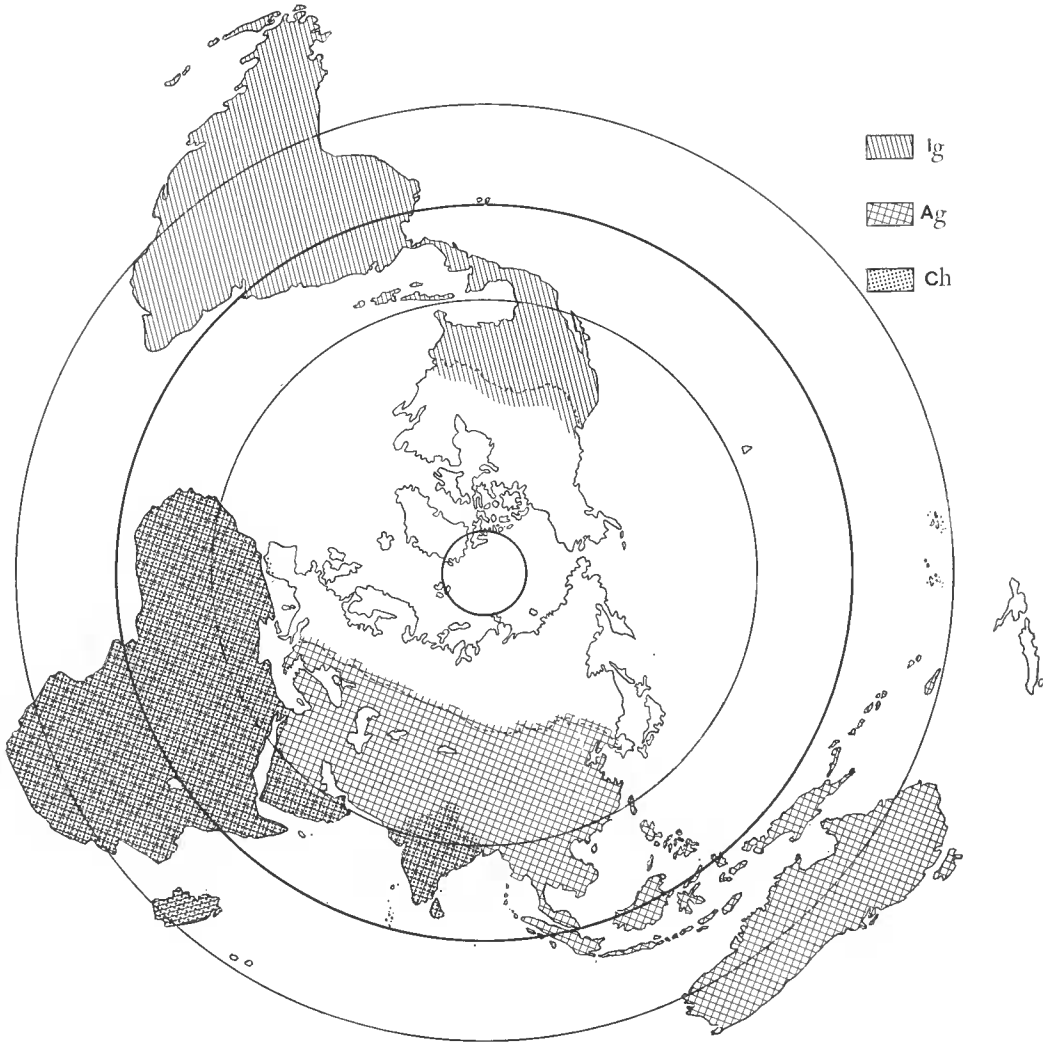


FIG. 3. — Répartition géographique approximative des Iguaniens dans le monde.
Ig, Iguanidés ; *Ag*, Agamidés ; *Ch*, Chaméléonidés. Les archipels de Fidji et Tonga sont représentés par deux semis d'îles situés au nord, nord-est de la Nouvelle-Zélande.

d'autre part. Les Agamidés vivent à peu près partout ailleurs. Fait remarquable, les zones de distribution de ces deux familles, très étendues pourtant, ne se recouvrent pas. Les Iguanidés, dont l'habitat actuel est très morcelé, pourraient avoir reflué (cf. HOFFSTETTER) devant la pression des Agamidés qui, à l'exception de Madagascar, couvrent d'une nappe pratiquement continue tout l'Ancien Monde, notamment l'Indo-Malaisic, l'Australic et la Mélanésie jusqu'aux confins des îles Fidji et Tonga. Les Chaméléonidés se rencontrent surtout à Madagascar et en Afrique. Le genre principal, *Chamaeleo*, déborde assez largement ce continent vers l'est pour atteindre l'Inde. On le trouve aussi dans une province sud-européenne, l'Andalousie. Hors de celle-ci, cette famille occupe donc des aires peuplées soit d'Iguanidés, soit d'Agamidés.

1) LES IGUANIDÉS

Nous avons disséqué 43 des 53 genres actuellement reconnus dont la liste nous a été obligeamment communiquée par R. ETHERIDGE. Nous avons observé en particulier les formes malgaches, *Ophurus* et *Chalarodon*, celles des Galapagos, *Tropidurus*, *Conolophus* et *Amblyrhynchus*, et l'Iguanidé des îles Fidji et Tonga, *Brachylophus*. Enfin, la plupart des genres antillais ont pu être comparés à ceux du continent américain.

Liste du matériel étudié

TYPES D'INNERVATION	GENRES ÉTUDIÉS ¹	RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE DES GENRES
L A	<i>Amblyrhynchus</i>	Galapagos
	<i>Brachylophus</i>	Fidji, Tonga
	<i>Callisaurus</i>	Sud-est de l'Amérique du Nord
	<i>Conolophus</i>	Galapagos
	<i>Ctenosaura</i>	Amérique centrale
	<i>Cyclura</i>	Antilles, Amérique centrale
	<i>Dipsosaurus</i>	Sud-ouest de l'Amérique du Nord
	<i>Enyaliosaurus</i>	Amérique centrale
	<i>Holbrookia</i>	Amérique du Nord
	<i>Iguana</i>	Amérique intertropicale
	<i>Leiocephalus</i>	Amérique du Sud, Antilles, Bahamas
	<i>Phrynosoma</i>	Amérique du Nord
	<i>Plica</i>	Amérique du Sud
	<i>Proctotretus</i>	Amérique du Sud
	<i>Sauromalus</i>	Amérique du Nord
	<i>Stenocercus</i>	Ouest de l'Amérique du Sud
	<i>Strobilurus</i>	Amérique du Sud
	<i>Tropidurus</i>	Amérique du Sud, Galapagos
	<i>Uma</i>	Amérique du Nord
A ←—	<i>Uracentron</i>	Amérique du Sud
	<i>Uta</i>	Amérique du Nord, Mexique
L B	<i>Anolis</i>	Amérique intertropicale, Antilles
	<i>Basiliscus</i>	Amérique intertropicale

1. Pour toutes les familles la liste des espèces disséquées figure en début d'article.

TYPES D'INNERVATION	GENRES ÉTUDIÉS	RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE DES GENRES
	<i>Chamaeleolis</i>	Cuba
	<i>Crotaphanes</i>	Amérique intertropicale
	<i>Crotaphytus</i>	Amérique du Nord
	<i>Cupriganus</i>	Amérique du Sud
	<i>Diplolaemus</i>	Patagonie
	<i>Enyalioides</i>	Amérique du Sud
	<i>Enyalus</i>	Amérique du Sud
	<i>Laemactus</i>	Amérique centrale
	<i>Liolaemus</i>	Amérique au sud de l'Équateur
	<i>Liosaurus</i>	Amérique du Sud
B ←	<i>Morunasaurus</i>	Amérique du Sud
	<i>Phenacosaurus</i>	Colombie
	<i>Phymaturus</i>	Chili
	<i>Polychrus</i>	Amérique intertropicale
	<i>Sceloporus</i>	Amérique du Nord et centrale
B ←	<i>Uraniscodon</i>	Amérique du Sud
	<i>Urosaurus</i>	Amérique du Nord, Mexique
	<i>Urostrophus</i>	Amérique du Sud
V B	<i>Chalarodon</i>	Madagascar
	<i>Ophurus</i>	Madagascar

De la lecture de ce tableau trois faits ressortent immédiatement : les quatre types étudiés existent dans cette famille, tous ne sont pas également abondants, enfin sur les quatre associations possibles, trois seulement sont réalisées : LA, LB et VB. Le type L est beaucoup plus répandu que le type V qui caractérise les seules formes malgaches. A et B, par contre sont, à peu de choses près, également représentés. Si le premier se trouve seul aux îles Fidji et Tonga et le second à Madagascar, tous deux se rencontrent et se mêlent dans le Nouveau Monde. Caractérisent-ils, sur ce continent, deux groupes morphologiquement distincts ? Il ne le semble pas et l'examen de la classification la plus récemment proposée pour ces animaux, celle de R. ETHERIDGE (1964), va nous donner une idée extrêmement précise à ce sujet. Pour cet auteur, la quasi-totalité des Iguanidés américains se répartirait en cinq sous-familles : Iguaninés, Scéloporinés, Tropicidurinés, Basiliscinés et Anolinés. Les quelques genres qui n'entrent pas exactement dans ces subdivisions systématiques peuvent néanmoins y être plus ou moins rattachés. Nos observations confirment l'unité de la sous-famille des Iguaninés, telle que la conçoit cet auteur, c'est-à-dire groupant, à côté de formes continentales et antillaises, *Amblyrhynchus* et *Conolophus* des Galapagos et *Brachylophus* des îles Fidji et Tonga. Tous, en effet, sont de type A. Comme ETHERIDGE, nous avons trouvé *Crotaphytus* différent des Iguaninés parmi lesquels SAVAGE le plaçait antérieurement. Par son type B, ce genre s'isole nettement de cette sous-famille sans constituer pourtant, comme le voudrait ETHERIDGE, un bon intermédiaire entre elle et les Scéloporinés. A nos yeux, en effet, ce dernier groupe est composite. Si son chef de file, *Sceloporus*, est bien de type B comme *Crotaphytus* et si ce type est presque achevé chez *Urosaurus*, les autres genres disséqués, *Callisaurus*, *Holbrookia*, *Uma*, *Uta* présentent tous le type A. Comme les Scéloporinés, les Tropicidurinés aussi sont disparates et là encore A l'emporte sur B. Ce dernier type, par contre, règne exclusivement chez les Anolinés et les Basiliscinés. Vis-à-vis de nos caractères, donc, les Iguanidés américains se répartissent non en deux groupes mais en trois : un de type A (Iguaninés), un autre de type B (Anolinés — Basiliscinés).

nés) et un troisième où tous deux se mélangent (Tropidurinés — Scéloporinés). La distribution systématique n'est donc pas quelconque. Néanmoins, la séparation entre les deux types A et B n'est pas aussi nette qu'on l'aurait souhaitée, à moins évidemment de considérer le troisième lot dans un ensemble (où A et B se mélangent) faisant frontière entre les deux autres. Dans ce cas, effectivement, les deux premiers s'opposent indiscutablement : d'un côté les Anolinés — Basiliscinés, de l'autre les Iguaninés. Comme ces deux groupes ont, sur le terrain, des répartitions différentes, il en résulte évidemment une distribution particulière des types qu'ils portent : A se trouve surtout sur le bloc nord-américain avec les Iguaninés, B sur le bloc opposé avec les Anolinés et les Basiliscinés. Deux phénomènes, toutefois, viennent voiler ces différences sans les cacher tout à fait : l'interpénétration de ces groupes dans la zone intertropicale, enfin la possession par chacun des blocs américains de l'une des deux familles composites : au nord les Scéloporinés, au sud les Tropidurinés. Ainsi, de part et d'autre trouve-t-on des types A et B. Au sud, toutefois, les seconds l'emportent en densité et au nord ce sont les premiers. Là, de plus, A, dominant, dépasse largement les limites boréales de B. Nous essaierons d'expliquer dans un chapitre ultérieur les raisons de cette distribution particulière. Notons que dans quelques genres les types A et B ne sont pas tout à fait achevés.

2) LES AGAMIDÉS

Nous les avons presque tous examinés. Beaucoup proviennent de la région indo-malaise, centre de peuplement essentiel de cette famille. Nous avons pu étudier aussi la majorité des nombreux genres australiens et deux des trois genres africains. Malgré la diversité d'origines et d'adaptations, tous les animaux disséqués montrent le groupement LB. Les Agamidés se différencient donc très nettement des Iguanidés où plusieurs associations coexistaient. Rappelons que LB ne se retrouve, parmi les Iguanidés, qu'au Nouveau Monde, et qu'il est dominant dans le bloc sud-américain. Chez quelques Agamidés le type B est inachevé.

Liste du matériel étudié

TYPES D'INNERVATION	GENRES DISSÉQUÉS	RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE DES GENRES
L B	<i>Acanthosaura</i>	Asie du sud-est, Thaïlande
B ←—	<i>Agama</i>	Europe, Afrique, Asie
	<i>Amphibolurus</i>	Australie
	<i>Aphantotis</i>	Asie du sud-est
	<i>Ceratophora</i>	Région indienne
	<i>Calotes</i>	Région indienne, Indonésie
	<i>Charasia</i>	Région indienne
	<i>Chlamydosaurus</i>	Nouvelle-Guinée, Australie
	<i>Cophotis</i>	Région indienne, Indonésie
	<i>Diporiphora</i>	Australie
B ←—	<i>Draco</i>	Asie, Indonésie
	<i>Harpesaurus</i>	Asie, Indonésie
	<i>Japalura</i>	Asie
	<i>Liolepis</i>	Asie
	<i>Lophura</i>	Asie, Indonésie
	<i>Lyriocephalus</i>	Région indienne

TYPES D'INNERVATION	GENRES DISSÉQUÉS	RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE DES GENRES
B ←—	<i>Moloch</i>	Australie, Tasmanie
	<i>Otocryptis</i>	Asie
	<i>Paracalotes</i>	Asie
	<i>Phrynocephalus</i>	Eurasie
	<i>Physignathus</i>	Asie, Australie
	<i>Salea</i>	Région indienne
	<i>Tympanocryptis</i>	Australie
	<i>Sitana</i>	Région indienne
	<i>Uromastix</i>	Afrique, Asie

3) LES CHAMÉLÉONIDÉS

Nous avons examiné les quelques genres de cette petite famille dont les nombreuses espèces peuplent surtout l'Afrique et Madagascar. Ils nous apparaissent homogènes comme les Agamidés mais présentent une association de caractères différente de la leur : VB au lieu de LB. VB ne se retrouve parmi les autres Iguaniens que chez deux Iguanidés. Comme ceux-ci vivent justement à Madagascar, très isolés du reste de leur famille et au plus dense de la nappe des Chaméléonidés, nous pensons qu'il y a là plus qu'une coïncidence. Nous nous expliquerons là-dessus ultérieurement.

Liste du matériel étudié

GENRES	RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE DES GENRES
<i>Chamaeleo</i>	Madagascar, Afrique, Eurasie
<i>Leandria</i>	Madagascar
<i>Brookesia</i>	Afrique

Les Geckotiens (fig. 4)

Ils groupent cinq familles¹ : Geckonidés, Eublépharidés, Uroplatidés, Xantusiidés et Pygopodidés. Les Geckonidés sont cosmopolites : ils peuplent tous les continents et de nombreuses îles, dont Madagascar, mais sont surtout abondants dans les régions indienne et australienne. Ce sont les Lézards qui s'aventurent le plus loin dans le Pacifique. Certains, venus d'Asie, auraient même réussi à traverser cet océan d'ouest en est et se seraient installés sur la côte californienne (par exemple : *Gehyra*). Les autres familles de Geckotiens sont moins répandues. Les Eublépharidés montrent encore les vestiges d'un habitat très vaste, aujourd'hui morcelé : on les trouve en effet en Amérique centrale, en Asie méridionale et dans l'ouest de l'Afrique. Quant aux autres groupes, on peut presque les qualifier de locaux : les Uroplatidés se cantonnent à Madagascar, les Xantusiidés à l'Amérique

1. Nous avons utilisé ici la nomenclature de CAMP, mais actuellement Eublépharidés et Uroplatidés sont généralement rangés parmi les Geckonidés.

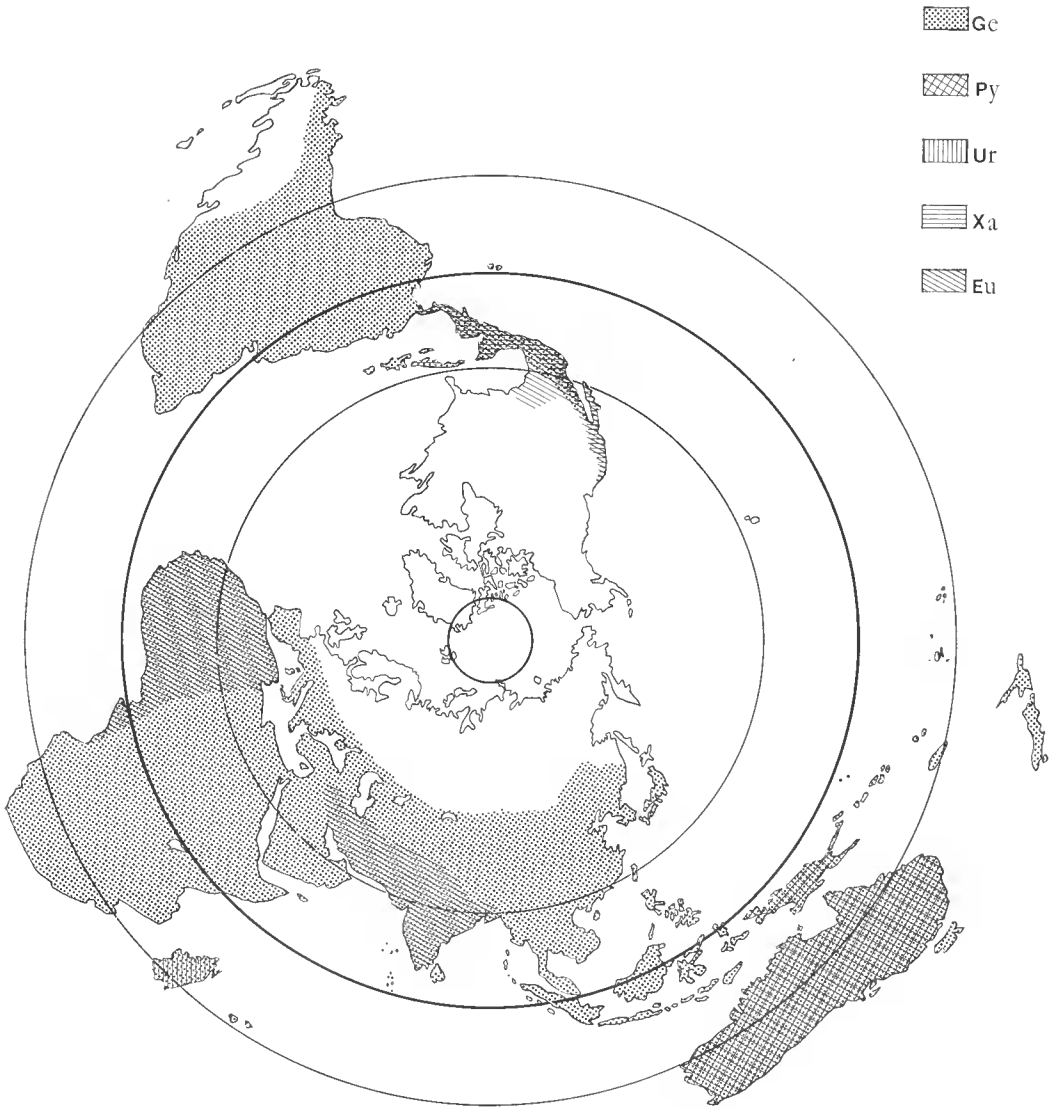


FIG. 4. — Répartition géographique approximative dans le monde des familles de Geckotiens que nous avons pu étudier.
Eu, Eublepharidés ; *Ge*, Geckonidés ; *Py*, Pygopodidés ; *Ur*, Uroplatidés ; *Xa*, Xantusiidés.

intertropicale, les Pygopodidés à l'Australie et à la Nouvelle-Guinée. Les trois premières familles constituent la superfamille des Geckonoïdes et les deux dernières en forment deux autres : les Pygopodoïdes et les Xantusoïdes.

1) LES GECKONIDÉS

Nous en avons examiné une quarantaine de genres. Malgré leurs origines extrêmement diverses tous présentent une même association : LA. Le second des types est toujours parfaitement achevé mais le premier montre quelquefois une variante, signalée au début de ce travail, que nous avons appelée L' : l'ulnaire pénètre dans l'avant-bras, non pas en amont de l'épitrachléo-anconé, mais entre celui-ci et le fléchisseur ulnaire. Ce caractère affecte un certain nombre de genres : *Cnemaspis*, *Diplodactylus*, *Homopholis*, *Lepidodactylus* et *Rhacodactylus*, tous distribués dans l'hémisphère sud : Afrique méridionale, Australie, Nouvelle-Calédonie. Il n'a pas pénétré chez toutes les espèces de ces genres.

Liste du matériel étudié

TYPES D'INNERVATION	GENRES DISSÉQUÉS	RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE DES GENRES
L A	<i>Aeluronyx</i>	Région malgache
	<i>Agamura</i>	Asie
	<i>Alsophylax</i>	Asie
	<i>Ancylodactylus</i>	Afrique
L' ←	<i>Aristelliger</i>	Amérique centrale et Antilles
	<i>Ceramodactylus</i>	Asie
	<i>Cnemaspis</i>	Afrique tropicale, Asie du sud-est
	<i>Cosymbotus</i>	Asie du sud-est, Archipel indo-australien
	<i>Blaesodactylus</i>	Archipel malgache
	←	<i>Dactylichikion</i>
<i>Diplodactylus</i>		Australie
<i>Ebenavia</i>		Madagascar
<i>Gecko</i>		Asie, Indonésie, région néoguinéenne
<i>Geckolepis</i>		Madagascar
<i>Geckonia</i>		Nord-ouest de l'Afrique
<i>Gehyra</i>		Indonésie, Australie, océans Indien et Pacifique, côte ouest du Mexique
<i>Gonatodes</i>		Toutes les régions chaudes du monde
<i>Gymnodactylus</i>		Toutes les régions chaudes du monde
<i>Hemidactylus</i>		Eurasie, Afrique, Amérique et Polynésie
<i>Holodactylus</i>		Est et nord-est de l'Afrique
<i>Homonota</i>		Afrique
←		<i>Homopholis</i>
	<i>Hoplodactylus</i>	Asie, Pacifique
	<i>Lepidactylus</i>	Australie, Indonésie, Polynésie
	<i>Lygodactylus</i>	Afrique tropicale, Madagascar
	<i>Naultinus</i>	Nouvelle-Zélande
	<i>Oedura</i>	Australie
	<i>Pachydactylus</i>	Afrique
	<i>Phelsuma</i>	Région malgache
	<i>Phyllodactylus</i>	Amérique, Australie, Afrique et Europe
	<i>Ptenopus</i>	Afrique

TYPES D'INNERVATION	GENRES DISSÉQUÉS	RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE DES GENRES
	<i>Ptychozoon</i>	Indonésie
	<i>Ptyodactylus</i>	Afrique, Asie
	<i>Pristurus</i>	Afrique, Asie
	<i>Quedenfeldtia</i>	Nord-ouest de l'Afrique
	<i>Rhacodactylus</i>	Nouvelle-Calédonie
	<i>Saurodactylus</i>	Nord-ouest de l'Afrique
	<i>Sphaerodactylus</i>	Amérique et Antilles
	<i>Stenodactylus</i>	Afrique et Asie
	<i>Tarentola</i>	Afrique, Europe, Amérique, Antilles
	<i>Teratolepis</i>	Asie
	<i>Teratoscincus</i>	Asie
	<i>Thecadactylus</i>	Amérique, région néoguinéenne
	<i>Tropicolotes</i>	Afrique du Nord, Asie du sud-ouest

2) LES EUBLEPHARIDÉS

Nous avons disséqué les trois genres de cette petite famille : *Coleonyx*, d'Amérique centrale, *Eublepharis* de la même région mais que l'on trouve aussi en Asie méridionale et *Hemitheconix* de l'Ouest africain. Les deux derniers montrent des types L et A parfaits. Chez le premier, au membre postérieur, se trouve une disposition que nous avons estimée synthétique. Il faudrait pouvoir examiner plusieurs spécimens de ce genre pour voir si certains ne montrent pas une tendance plus ou moins marquée vers A ou B.

Liste du matériel étudié

TYPES D'INNERVATION	GENRES	RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE DES GENRES
L B \leftrightarrow A	<i>Coleonyx</i>	Amérique
L A	<i>Eublepharis</i>	Asie, Amérique
L A	<i>Psilodactylus</i>	Afrique

3) LES UROPLATIDÉS

Ils se réduisent au genre *Uroplates* qui vit à Madagascar et qui montre la même association que les Geckonidés : LA.

4) LES XANTUSIIDÉS

Cette famille, longtemps classée parmi les Scincomorphes, se cantonne à la zone inter-tropicale du Nouveau Monde. Elle comprend quatre genres dont deux seulement ont été disséqués. Ils montrent la même association de type que les Geckonidés (LA).

Liste du matériel étudié

TYPES D'INNERVATION	GENRES	RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE DES GENRES
L A	<i>Lepidophyma</i> <i>Xantusia</i>	Amérique Amérique

5) LES PYGOPODIDÉS

Ces Lézards serpentiformes dont les membres antérieurs ont disparu et dont les membres postérieurs sont devenus rudimentaires peuplent l'Australie et la Nouvelle-Guinée. Nous avons disséqué un spécimen de *Pygopus* qui était de type A comme les Geckonidés.

Comparés aux Iguaniens, si diversifiés pour les caractères qui nous intéressent, les Geckotiens apparaissent remarquablement homogènes : A s'associe toujours à L ou à L' lorsque le membre antérieur est présent. Chez l'Éublépharidé *Coleonyx* seulement, le type B pourrait exister virtuellement puisque ce genre possède encore un dispositif nerveux synthétique, mais nous n'y croyons guère. Nous verrons pourquoi ultérieurement.

Les Scincomorphes (fig. 5)

Ils comprennent un assez grand nombre de familles. Certaines toutefois ne rassemblent que des animaux apodes et nous ne les retiendrons pas ici : ce sont les Anelytropsidés, les Fcylinidés et les Dibamidés. Nous ne nous occuperons que des Scincidés, Gerrhosauridés, Cordylidés, Lacertidés et Téliidés, familles diversement marquées par la tendance à la régression des membres mais moins toutefois que les groupes de Scincomorphes précédemment cités. Les Scincidés montrent dans le monde une assez vaste répartition et sont très diversifiés en Afrique, surtout dans sa moitié nord, en Indonésie, en Australie et dans nombre d'îles du Pacifique. On en trouve à Madagascar. Ils ont peu pénétré l'Eurasie ; l'Amérique du Sud est assez pauvre en genres et l'Amérique du Nord en est totalement dépourvue. L'aire de distribution des Gerrhosauridés et des Cordylidés est beaucoup plus restreinte et couvre seulement l'Afrique australe et Madagascar. Les Lacertidés, eux, peuplent toute l'Afrique et débordent largement ce continent vers l'Eurasie mais ils ne sont pas passés à Madagascar. Les Téliidés sont les équivalents américains des Lacertidés ; ils vivent surtout dans la zone intertropicale du Nouveau Monde. On divise généralement les Scincomorphes en trois superfamilles : les Scincoïdes, avec les Scincidés, les Cordyloïdes avec les Cordylidés et les Gerrhosauridés et les Lacertoïdes qui comprennent les deux dernières familles, Lacertidés et Téliidés.

1) LES SCINCIDÉS

Nous en avons disséqué un assez grand nombre de genres, de provenances diverses, et dont certains sont très cosmopolites, comme on pourra en juger d'après la liste suivante.



♠

FIG. 5. — Répartition géographique approximative dans le monde des familles de Scincomorpes que nous avons pu étudier.

Co-Ger, Cordylidés-Gerrhosauridés ; *Lac*, Lacertidés ; *Sc*, Scincidés ; *Te*, Téliés.

Tous présentent la même association : LA. Les types sont toujours très conformes à leur définition, excepté chez *Scincus fasciatus* où A est inachevé : un filet nerveux très ténu venu de l'interosseux se joint encore au nerf péronier pour l'innervation des muscles dorsaux de la jambe.

Liste du matériel étudié

TYPES D'INNERVATION	GENRES ÉTUDIÉS	RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE DES GENRES
L A	<i>Ablepharus</i>	Eurasie, Afrique et Australie
	<i>Chalcides</i>	Eurasie, Afrique
	<i>Egernia</i>	Australie
	<i>Eumeces</i>	Amérique, Asie, Afrique
	<i>Lygosoma</i>	Amérique, Afrique
	<i>Mabuia</i>	Afrique, Madagascar, Asie, Amérique et Antilles
	<i>Macroscincus</i>	Iles du Cap Vert
	<i>Mochlus</i>	Australie, Indonésie, Asie
	<i>Ophiomorus</i>	Eurasie, Afrique
	<i>Scelotes</i>	Afrique, Madagascar
A ←	<i>Scincus</i>	Afrique et Asie
	<i>Tiliqua</i>	Asie, Malaisie, Australie
	<i>Trachydosaurus</i>	Australie
	<i>Tropidophorus</i>	Asie, Indonésie

2) LES GERRHOSAURIDÉS

Nous avons examiné la plupart des genres de cette petite famille sud-africaine et malgache. Tous montrent un même type au membre antérieur mais pas au membre pelvien comme on peut en juger par la liste suivante.

Liste du matériel étudié

TYPES D'INNERVATION	GENRES ÉTUDIÉS	RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE DES GENRES
L B ←	<i>Gerrhosaurus</i>	Afrique tropicale et australe
L A	<i>Tetradactylus</i>	Afrique australe
L A ←		
L A ↔ B	<i>Tracheloptychus</i>	Madagascar
L A ←	<i>Zonosaurus</i>	Madagascar

Cette famille est intéressante en ce qu'elle montre différents stades de réalisation des types A et B (fig. 6), généralement achevés ailleurs, ainsi que le dispositif initial dans lequel tous deux s'enracinent probablement. Elle donne l'impression d'être en train d'expliquer actuellement des tendances depuis longtemps manifestées ailleurs et de se diviser sous nos yeux en deux groupes : l'un qui tend à acquérir le type A, l'autre le type B. Certains genres, enfin, n'auraient même pas opté encore dans un sens ou dans l'autre comme le montre la figure ci-contre. Mais il se pourrait aussi que tout ceci ne soit justement qu'une impression et que cette famille, ayant commencé son évolution en même temps que les autres, se soit trouvée bloquée, pour une raison indéterminée, dans l'état où nous la trouvons aujourd'hui.

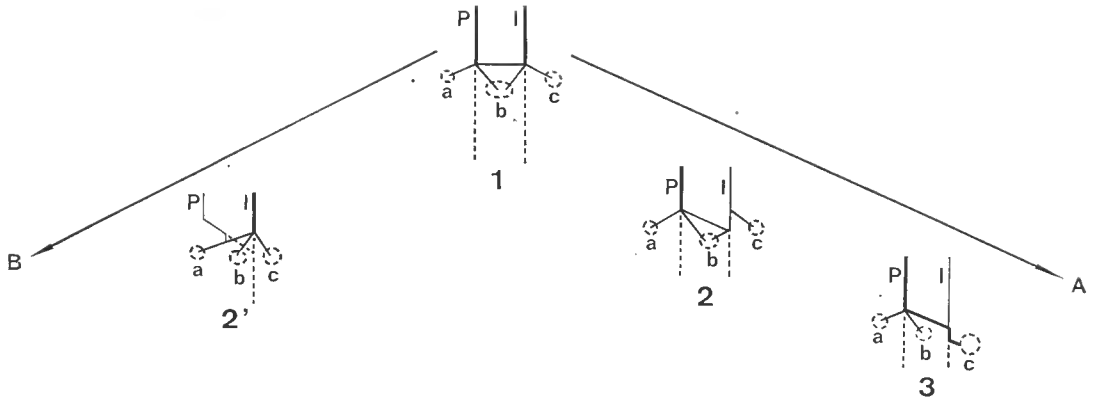


FIG. 6. — Dispositif nerveux initial et étapes de son évolution vers A et B chez les Gerrhosauridés : 1, *Tracheloptichus madagascariensis* Peters ; 2, *Zonosaurus madagascariensis* Boettg. ; 2', *Gerrhosaurus nigrolineatus* Hallow ; 3, *Tetradactylus tetradactylus* (Laeep.).

a, extenseur tibial du tarse ; b, extenseur commun des doigts ; c, extenseur fibulaire du tarse ; I, nerf interosseux ; P, nerf péronier.

d'hui. Nous ne pouvons incliner vers l'une ou l'autre de ces hypothèses. Notons qu'aujourd'hui il n'y a pas de séparation géographique entre les types. Si Madagascar ne recèle, dans l'état actuel des connaissances, qu'un animal porteur du type synthétique et un du type A incomplètement réalisé, l'Afrique australe possède à la fois A et B. Enfin, il n'y a pas de relation entre le type présenté et le degré de régression des membres.

3) LES CORDYLIDÉS

Nous avons examiné la plupart des genres de cette famille qui a, pratiquement, la même répartition que la précédente et qui forme avec elle la superfamille des Cordyloïdes. Chez elle aussi les formes étudiées présentent l'association du type L avec A ou B. Comme chez les Gerrhosauridés, ces types ne sont pas géographiquement séparés. Ici, toutefois, A et B sont parfaitement achevés. Nous n'avons pas pu disséquer le membre pelvien trop rudimentaire de *Chamaesaura*.

Liste du matériel étudié

TYPES D'INNERVATION	GENRES	RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE DES GENRES
L ?	<i>Chamaesaura</i>	Afrique du Sud
L A	<i>Cordylus</i>	Afrique du Sud, Madagascar
L B	<i>Platysaurus</i>	Afrique du Sud
L A	<i>Pseudocordylus</i>	Afrique du Sud

4) LES LACERTIDÉS

Nous en avons vu beaucoup et d'origines très diverses comme on pourra en juger par la liste suivante.

Liste du matériel étudié

TYPES D'INNERVATION	GENRES	RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE DES GENRES
L A	<i>Algiroides</i>	Europe méridionale, Afrique tropicale
	<i>Lacerta</i>	Europe, Afrique du Nord et tropicale, Asie du nord-ouest
	<i>Psammodromus</i>	Europe du sud-ouest, Afrique du Nord
	<i>Tachydromus</i>	Est de l'Asie
V A	<i>Acanthodactylus</i>	Afrique au nord de l'Équateur, Asie du sud-est, Espagne et Portugal
	<i>Eremias</i>	Afrique centrale, de l'est et du sud-ouest, Asie centrale et de l'ouest, Europe du sud-est
	<i>Holaspis</i>	Afrique tropicale
	<i>Ichnotropis</i>	Afrique tropicale et australe
	<i>Latastia</i>	Afrique tropicale et du nord-est, Arabie, Asie du sud-ouest
	<i>Nucras</i>	Afrique tropicale et australe
	<i>Ophisops</i>	Afrique du Nord, Asie du sud-ouest, Europe du sud-est
	<i>Poromera</i>	Afrique de l'ouest
	<i>Scapteira</i>	Afrique du sud, Asie centrale
	<i>Tropidosaura</i>	Afrique du sud

Cette famille montre un mélange intéressant de types nerveux. D'abord, on peut constater qu'elle n'est pas homogène, comme le croyait HAINES, et que le type L qui, pour lui, la représentait est en fait très minoritaire. Ensuite, elle possède V, peu fréquent chez les *Lacertilia* ; enfin, fait remarquable, L et V s'associent avec un seul type au membre pelvien : A. Comme chez les Iguanidés, L et V caractérisent des lots de répartition géographique bien particulière. Sur les quatre genres de type L étudiés : *Algiroides*, *Lacerta*, *Psammodromus*, *Tachydromus*, les trois premiers vivent au moins en Europe : en dehors de cette zone, *Lacerta* atteint le sud de l'Asie et couvre la moitié nord de l'Afrique, alors que *Psammodromus* et *Algiroides* débordent le sud de l'Europe vers l'Afrique du Nord. *Tachydromus* est exclusivement asiatique. Aucune des formes examinées de ce premier lot, relativement restreint, n'est donc proprement africaine. Dans le second lot, par contre, le plus important et constitué de formes de type V, tous les genres englobent une portion d'Afrique dans leur répartition et la moitié se cantonnent exclusivement à ce continent. Parmi ceux qui ne s'y confinent pas, nous trouvons surtout des formes qui peuplent aussi l'Asie. Deux genres, *Ophisops* et *Acanthodactylus*, s'étendent à l'Europe. Si donc, à la différence de ce que nous avons vu chez les Iguanidés, il y a chevauchement des aires de répartition des types L et V, en particulier en Afrique du Nord, les centres de distribution les plus importants de ces types paraissent quand même nettement séparés : Europe ou Eurasic

d'un côté, Afrique de l'autre. Nous distinguerons donc, dans la suite du texte, un groupe de Laeertidés eurasiatiques et un groupe africain.

5) LES TÉIIDÉS

Plus des deux tiers des genres de cette importante famille de la zone intertropicale américaine ont été disséqués. Tous, quel que soit l'état de réduction de leur membre et leurs adaptations, montrent la même association : VB. Celle-ci, très rare, n'est présente que chez les Iguanidés malgaches et chez les Chaméléonidés qui sont surtout malgaches et africains. Parmi les autres Scincomorpes, le type B ne s'observe que chez les Gerrhosauridés et les Cordylidés qui se rencontrent également dans ces régions de l'Ancien Monde ; dans cet infra-ordre, enfin, V se rencontre seulement dans la famille la plus proche, systématiquement, des Téliidés, les Lacertidés, et dans celle-ci il n'apparaît que dans le groupe africain qu'il caractérise. De cet ensemble d'observations naît évidemment le sentiment que ces caractères ont pu circuler, à un stade précoce de l'évolution des Laeertiliens, chez les ancêtres des Téliidés et des divers groupes africains et malgaches, à une époque où ils formaient encore un ensemble homogène et indivis. Une telle idée était déjà suggérée par la distribution dans le monde des Iguanidés et le tout s'accorderait fort bien avec l'hypothèse qui connaît actuellement un regain de faveur, selon laquelle les blocs aujourd'hui séparés de l'Amérique du Sud, de l'Afrique et de Madagascar auraient formé jadis un même continent¹. Nous en discuterons plus longuement ultérieurement. Qu'il nous soit permis, pour l'instant, de constater que les Téliidés, qui ont en commun avec les Laeertidés du groupe africain le type V, n'ont aucun rapport, pour les caractères qui nous intéressent, avec les Laeertidés du groupe eurasiatique. Ces derniers ont dû avoir, très tôt, une histoire différente de celle de leurs congénères africains.

Liste du matériel étudié

TYPES D'INNERVATION	GENRES	RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE DES GENRES
V B	<i>Alopioglossus</i>	Équateur, Pérou
	<i>Ameiva</i>	Amérique tropicale
	<i>Arthrosaura</i>	Équateur
	<i>Bachia</i>	Amérique du Sud
	<i>Callopietes</i>	Pérou, est des Andes
	<i>Cnemidophorus</i>	Amérique
	<i>Crocodylurus</i>	Guyanes, Brésil
	<i>Dicrodon</i>	Pérou
	<i>Echinosaura</i>	Amérique du Sud
	<i>Epleopus</i>	Amérique du Sud
	<i>Euspondylus</i>	Du Venezuela au Pérou
	<i>Heterodactylus</i>	Brésil
	<i>Iphisa</i>	Brésil, Guyanes
	<i>Neusticurus</i>	Amérique du Sud
<i>Pantodactylus</i>	Sud-est de l'Amérique du Sud	

1. Ce continent se serait disloqué à la fin du Jurassique selon DIETZ et HOLDEN (1970).

TYPES D'INNERVATION	GENRES	RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE DES GENRES
	<i>Pholidobolus</i>	Équateur
	<i>Placosoma</i>	Brésil
	<i>Prionodactylus</i>	Amérique du Sud
	<i>Proctoporus</i>	Équateur, Pérou
	<i>Teius</i>	Sud-est de l'Amérique du Sud
	<i>Tretioscincus</i>	Colombie, Amérique centrale
	<i>Tupinambis</i>	Amérique du Sud

Les Seineomorphes, à la différence des Geekotiens et comme les Iguaniens, possèdent les quatre types nerveux. Eux, toutefois, réalisent les quatre associations possibles dont trois seulement se rencontraient chez les Iguaniens.

Les Anguimorphes (fig. 7)

Ils se composent de six familles : Anguidés, Xénosauridés, Shinisauridés, Hélo dermatidés, Lanthanotidés, Varanidés, dont la première est la seule à être représentée par plusieurs genres. Les autres n'en possèdent qu'un, illustré parfois par une seule espèce. On distingue généralement deux groupes au sein des Anguimorphes : les Anguioïdes et les Varanoïdes. Les trois premières familles relèvent du premier, les autres du second.

Les Anguidés sont cosmopolites : ils peuplent le Nouveau Monde, surtout dans sa partie centrale, l'Europe, l'Afrique du Nord, le sud et le sud-est de l'Asie. Les Xénosauridés vivent dans la partie méridionale du bloc nord-américain et les Shinisauridés, que nous n'avons pas étudiés, en Chine. Les Hélo dermatidés montrent à peu près la même répartition que les Xénosauridés : on les trouve surtout dans le sud des États-Unis et à l'ouest du Mexique. Les Lanthanotidés se cantonnent à Bornéo mais les Varanidés peuplent l'Afrique, le sud de l'Asie, l'Indonésie et l'Australie.

1) LES ANGUIDÉS

Nous avons étudié deux des quatre genres pourvus de membres de cette petite famille : *Gerrhonotus* et *Diploglossus*. Tous deux sont américains et présentent la même association : LA.

2) LES XÉNOSAURIDÉS

La seule espèce de cette famille, *Xenosaurus grandis* Cope, montre le même groupement que la précédente. N'ayant pu disséquer le *Shinisaurus sinensis*, unique représentant des Shinisauridés, nous ne pouvons savoir si tous les Anguioïdes possèdent le groupement LA.

3) LES HÉLODERMATIDÉS

Ils se réduisent à un seul genre, mexicain, dont nous avons étudié les deux espèces. Le membre antérieur est de type L comme celui des Anguidés et des Xénosauridés, mais le membre postérieur présente le type B.

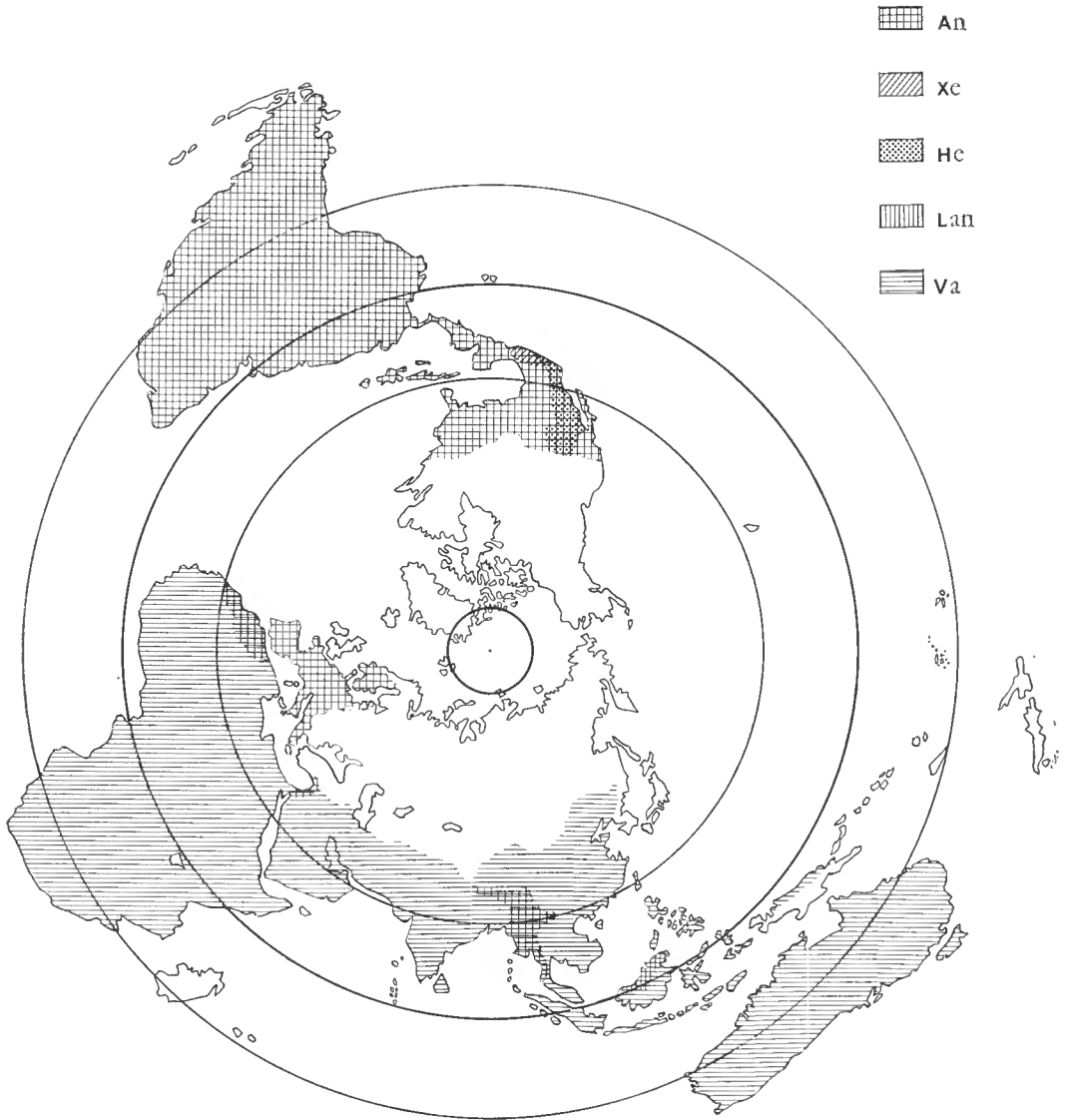


FIG. 7. — Répartition géographique approximative dans le monde des familles d'Anguimorphes que nous avons pu étudier.

An, Anguidés ; *He*, Hélodermatidés ; *Lan*, Lanthanotidés ; *Va*, Varanidés ; *Xe*, Xénosauridés.

4) LES LANTHANOTIDÉS

Ils possèdent une seule espèce, *Lanthanotus borneensis* Steind., qui montre le groupement VA. Celui-ci, très rare, n'a été retrouvé que chez les Lacertidés du « groupe africain » qu'il caractérise et chez les Varanidés, comme nous allons le voir.

5) LES VARANIDÉS

Le seul genre de cette famille qui peuple l'Afrique, l'Asie, l'Indonésie et l'Australie, et dont nous avons vu plusieurs espèces, présente le groupement VA comme *Lanthanotus*.

Les Varanoïdes apparaissent donc composites pour les caractères qui nous intéressent et formés de deux lots totalement différents : dans l'un on trouve les formes de l'Ancien Monde, Lanthanotidés et Varanidés, tous VA, et dans l'autre les Héloclématidés, du Nouveau Monde, LB. Cette dernière famille, qui ne présente aucun point commun avec les précédentes, en montre un, le type L, avec les deux groupes d'Anguioïdes américains étudiés. Ce fait qui tendrait à les rapprocher de ces Anguioïdes illustre bien, en tous cas, la difficulté qu'éprouvent les auteurs à ranger les Héloclématidés dans l'un ou l'autre des deux ensembles d'Anguimorphes.

En définitive, et en attendant de connaître les Shinisauridés, trois ensembles apparaissent chez les Anguimorphes : l'un LA, l'autre LB, tous deux du Nouveau Monde, et enfin le dernier, VA, présent seulement dans l'Ancien Monde.

TABLEAU I. — Distribution systématique des types d'innervation A, B, L et V.

Iguaniens	Geckotiens	Scincomorphes	Anguimorphes
IGUANIDÉS	GECKONOÏDES	SCINCOÏDES L,A	ANGUIOÏDES
Iguaninés L,A	Geckonidés L,A	Scincidés	Anguidés L,A
Tropiduriné L,A-B	Sphaerodactylidés L,A	CORDYLOÏDES	Xénosauridés L,A
Scéloporinés L,A-B	Eublepharidés L,A↔B	Cordylidés L,A-B	(Shinisauridés)
Basiliscinés L,B	Uroplatidés L,A	Gerrhosauridés L,A↔B	VARANOÏDES
Anolinés L,B	PYGOPODOÏDES ?,A	LACERTOÏDES	Héloclématidés L,B
Iguanidés malgaches V,B	Pygopodidés	Lacertidés L-V,A	Lanthanotidés V,A
AGAMIDÉS L,B	XANTUSIOÏDES L,A	Téiidés V,B	Varanidés V,A
CHAMÉLÉONIDÉS V,B	Xantusiidés		

III. — CONCLUSIONS SUR LA DISTRIBUTION SYSTÉMATIQUE ET GÉOGRAPHIQUE DES CARACTÈRES ÉTUDIÉS

(Tableau I)

Nous avons vu que les quatre combinaisons possibles, LA, LB, VA, VB, étaient réalisées. Nous avons constaté que ces combinaisons n'étaient pas également représentées, LA apparaissant dans onze familles, LB dans six, VA et VB dans trois. Il en résulte une fréquence différente des divers caractères : L existe dans treize familles et A dans quatorze, mais B ne se montre que dans huit et V dans six. Un élément domine de loin à chaque membre : L à l'avant, A à l'arrière. Tous deux sont abondants dans chacun des quatre sous-ordres : Iguaniens, Geckotiens, Scincomorphes et Anguimorphes. B moins commun est assez bien représenté partout, excepté chez les Geckotiens où seul un genre pourrait éventuellement donner B, à partir de son dispositif synthétique. Ce groupe, enfin, est le seul où V ne se manifeste pas. Ce type, plus rare que B, ne s'allie qu'avec A chez les Iguaniens et B chez les Anguimorphes. Chez les Scincomorphes seulement il se combine aux deux. Chaque famille enfin possède généralement un seul groupement : douze sur dix-sept sont dans ce cas. Quatre des cinq autres en ont deux : Eublepharidés, Cordylidés, Gerrhosauridés et Lacertidés ; seuls les Iguaniens en ont trois.

La répartition géographique (fig. 8) de ces caractères reflète évidemment leur distribution systématique. L et A, les plus répandus et souvent unis dans des groupes de vaste dispersion, couvrent tout l'espace occupé par les Lacertiliens. Les autres ne font qu'occuper une partie de cette surface. Au sein de celle-ci, sur les continents, B est présent partout entre les tropiques et au sud de cette zone mais au nord une large bande de territoire lui échappe, particulièrement en Amérique et en Europe. En Extrême-Orient le phénomène est moins net ; néanmoins la Chine du Nord et la Corée restent en dehors de l'aire de répartition de ce caractère. Il n'y a qu'en Asie centrale où les frontières boréales de B tendent à se confondre avec celles de L et A. En dehors des continents, nombre d'îles et non des moindres, Nouvelle-Guinée, Nouvelle-Zélande, Archipel japonais, ne possèdent pas B.

Les limites boréales du caractère V se trouvent nettement en retrait par rapport à celles de B comme il en était de ce dernier vis-à-vis de L et de A. Ainsi, presque partout dans le monde, en se dirigeant du nord au sud on rencontre d'abord la nappe des caractères L-A puis, se superposant à la première, celle du type B et, en dernier lieu, celle du type V. En Chine du Nord seulement, V, apporté par les Varanidés, dépasse B. Nous essaierons très bientôt d'expliquer ce curieux étagement des divers caractères. Qu'il nous soit permis, pour l'instant, de situer pour chacun les zones de densité maximale (fig. 9-13), précisions qui seront bien utiles pour les futures tentatives d'explications.

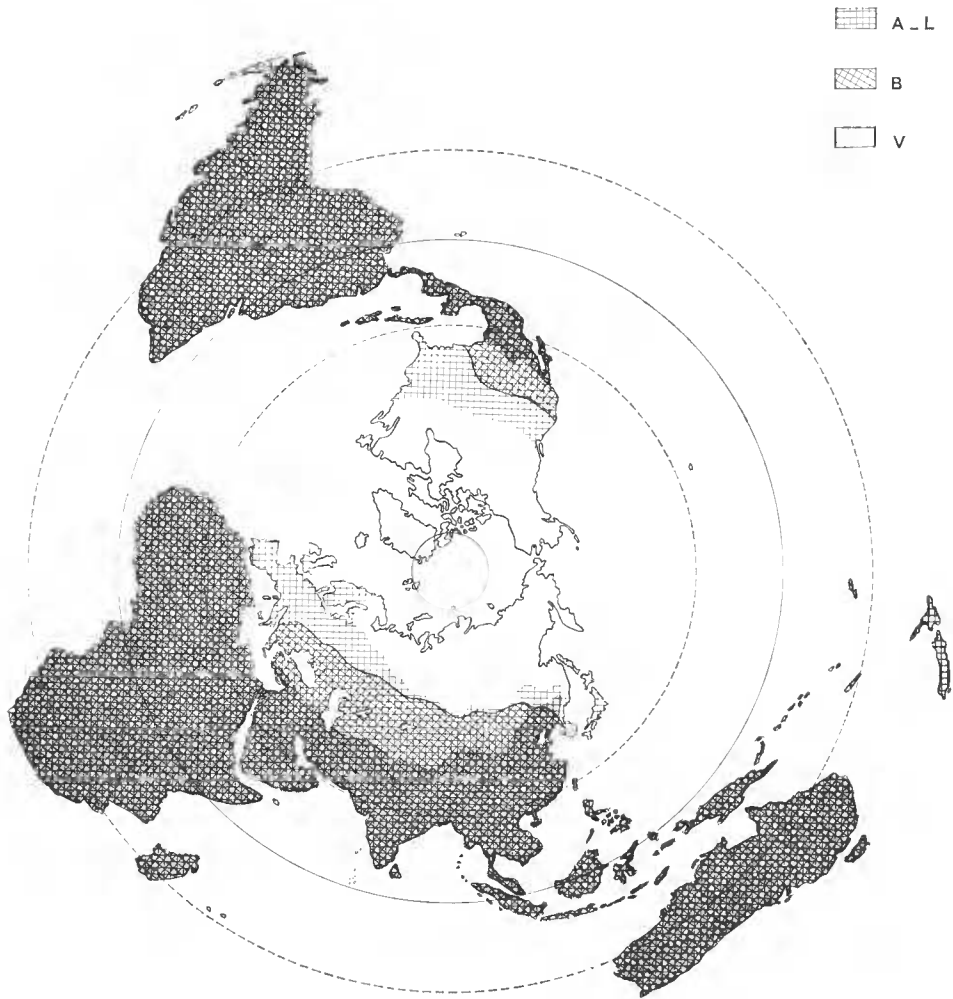


FIG. 8. — Répartition géographique approximative dans le monde des caractères A, L, B et V.



FIG. 9. — Densité approximative dans le monde du type L.

Le type L (fig. 9), nous l'avons dit, est partout présent et abondant ; toutefois, il montre une concentration particulière dans deux régions du globe : l'Amérique centrale et l'Indo-Malaisie. Il est apporté dans la première par les Iguanidés, les Geckonidés, les Eublepharidés, les Xantusiidés, les Scincidés, les Anguidés, les Xénosauridés et les Hélo-dermatidés, et dans la seconde par les Agamidés, les Geckonidés, les Eublepharidés, les Scincidés et les Laeertidés. Trois familles sont communes aux deux lots : les Geckonidés et les Scincidés, plus nombreux en Asie qu'en Amérique, et les Eublepharidés, mieux représentés au Nouveau Monde.



FIG. 10. — Densité approximative dans le monde du type V.

Le type V (fig. 10) est surtout répandu en Afrique avec les Chaméléonidés, Lacertidés et Varanidés et, à un degré moindre, à Madagascar. Ailleurs il est rare. Dans le Nouveau Monde on ne le rencontre que chez les Téliidés et, en Asie, chez les Lacertidés, les Chaméléonidés et les Varanidés. Lacertidés et Chaméléonidés, venus semble-t-il des parties ouest de l'Ancien Monde, s'arrêtent aux Indes mais les Varanidés peuplent tout le sud-est asiatique et s'étendent, par l'Indonésie et la Nouvelle-Guinée, jusqu'à l'Australie. A Bornéo ce caractère est, de plus, représenté par *Lanthanotus*, proche parent des Varanidés. En Europe, V est pratiquement inexistant : on ne le trouve que dans la moitié sud de la péninsule ibérique où il est apporté par deux animaux africains : un Chaméléon et un Lacertidé, *Acanthodactylus*.

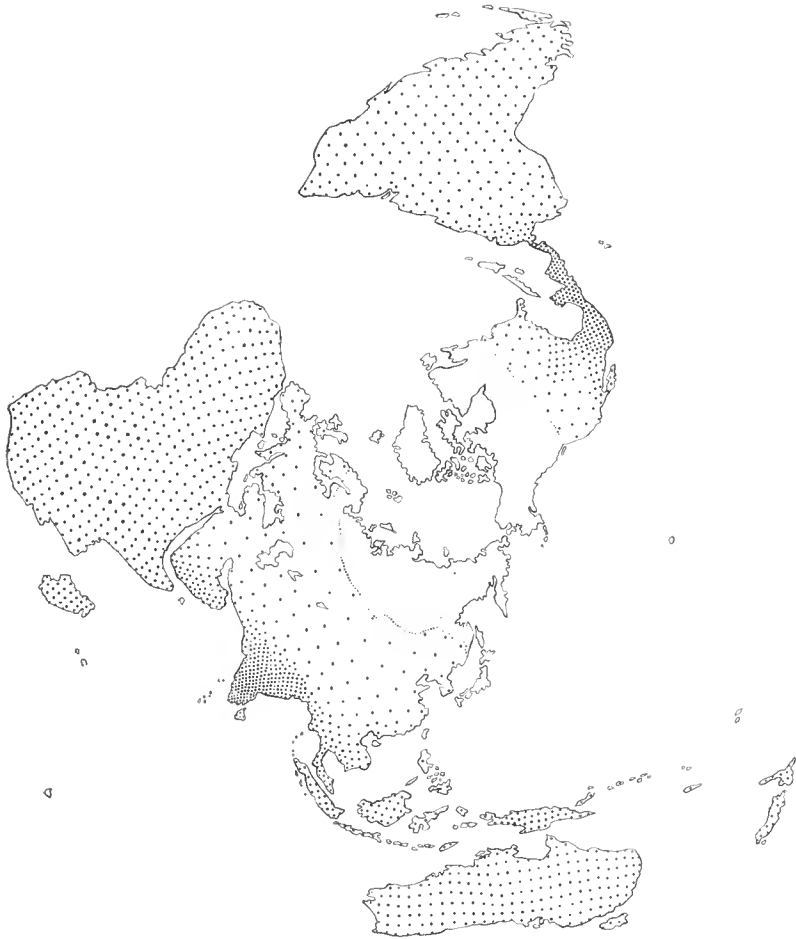


FIG. 11. — Densité approximative dans le monde du type A.

Le type A (fig. 11), comme L, abonde partout mais sa concentration est maximale dans les régions où les caractères avec lesquels il se combine sont les mieux représentés : Amérique centrale et Indo-Malaise pour L et Afrique pour V.

Le type B (fig. 12) est moins commun et se rencontre surtout en Amérique centrale et en Amérique du Sud, en Afrique et à Madagascar.



FIG. 12. — Densité approximative dans le monde du type B.

Comme on le voit, chaque type a une ou plusieurs zones de densité maximale dont la localisation est généralement particulière : Amérique centrale et Indo-Malaisie pour L, Afrique pour V, ces trois parties du monde pour A, Afrique, Amérique centrale et du Sud et Madagascar pour B.

Comment expliquer ces particularités de distribution, tant géographiques que systématiques ? En nous interrogeant sur l'ordre d'apparition dans le temps de ces divers caractères, c'est-à-dire, en fait, sur leur valeur.

IV. — VALEUR SYSTÉMATIQUE DES TYPES L, V, A ET B

Nous avons dit que les deux types de trajet de l'ulnaire, L et V, avaient été décrits par HAINES. Cherchant lequel des deux avait donné l'autre, cet auteur avait été amené à comparer les Lacertiliens à un groupe apparu plus tardivement, les Mammifères. Ne trouvant chez ceux-ci que L, il en avait déduit que ce type devait être plus évolué que V et qu'il fallait le faire dériver de ce dernier. Nous croyons le contraire. Ayant disséqué des représentants de tous les autres groupes de Tétrapodes¹, nous n'avons trouvé que le type L. Nous pensons donc que celui-ci a dû constituer le fond commun sur lequel est venu se greffer ensuite le type V, mais seulement chez les Lacertiliens.

Il en est de même pour B et nous avons montré dans une note précédente que ce type tendait à se réaliser seulement dans cet ordre à partir d'un dispositif qui ailleurs conduit toujours vers A.

V et B apparaissent donc comme des caractères nouveaux, surgis seulement au sein des Lacertiliens. Sont-ils le produit de l'adaptation ? Nous ne le pensons pas. En effet, il n'a pas été possible de mettre en relation la présence et l'absence de ces caractères avec une quelconque spécialisation. Ils doivent être considérés, à notre avis, comme le résultat de mutations survenues dans la lignée lacertilienne au même titre, par exemple, que l'acrodontie. Toutefois, comme leur propagation dans cette lignée est plus importante que celle de ce caractère dentaire, il faut admettre qu'ils s'y sont manifestés à un stade plus précoce de son évolution. L'acrodontie, qui n'apparaît que chez certains Iguaniens, a dû naître seulement dans la souche de ce sous-ordre. V et B, présents dans plusieurs groupes très différents ont dû se manifester beaucoup plus tôt, avant même que ces groupes ne se soient séparés les uns des autres. De ces deux caractères c'est celui qui a eu le plus de temps pour se diffuser dans la souche qui s'est différencié le plus tôt : c'est donc B.

La distribution bien particulière des types V et B dans le monde évoque indiscutablement une pénétration de la nappe initiale LA du sud vers le nord. Comme V et B ont pu se combiner l'un à l'autre il faut admettre qu'ils ont circulé au sein d'une même population. Comme, enfin, aujourd'hui leur densité est maximale dans des régions distinctes, Madagascar, Afrique, Amérique du Sud, qui passent pour avoir été jadis unies, nous sommes conduits à émettre l'hypothèse suivante : c'est sur le continent que ces blocs formaient alors que ces caractères ont pu naître et se répandre².

Pour s'imposer à L et A, ils devaient être dominants et seul le morcellement géographique et génétique de la souche lacertilienne a pu, semble-t-il, arrêter leur extension. Surgis avant les caractères qui devaient donner aux divers groupes de Lacertiliens la phy-

1. Urodèles (*Axolotl pisciformis*, *Salamandra salamandra*) ; Anoures (*Leptodactylus leptodactylus*) ; Rhynchocéphales (*Sphenodon punctatus*) ; Crocodiliens (*Crocodylus niloticus*) ; Chéloniens (*Terrapene* sp.).

2. Rappelons que nous raisonnons uniquement d'après les données que nous fournissent les caractères étudiés et non en fonction des renseignements apportés par la Paléontologie des Lacertiliens, malheureusement encore bien insuffisants.

sionomie qu'on leur connaît, doivent-ils être considérés, du fait de cette plus grande ancienneté, comme plus importants, pour la systématique, que les autres ? Nous ne le croyons pas. Nos caractères n'étaient pas de nature à dresser des barrières génétiques entre ceux qui les possédaient et les autres. Pour cette raison, il semble qu'ils doivent céder le pas aux traits qui importent habituellement en systématique, c'est-à-dire à ceux qui permettent de distinguer les groupes les uns des autres : les traits morphologiques externes. Ce rôle secondaire ne leur enlève pourtant pas toute importance pour la compréhension de l'histoire du morcellement des Lacertiliens. Nous allons le voir ci-dessous.

V. — CONTRIBUTION APPORTÉE PAR L'ÉTUDE DE CES CARACTÈRES A LA COMPRÉHENSION DE L'HISTOIRE DES LACERTILIENS

Elle est sensible à divers niveaux systématiques.

Au niveau de l'ordre.

Nous avons vu que le type B se trouvait en relative abondance chez les Iguaniens, les Scincomorphes et les Anguimorphes mais que chez les Geckotiens, à part *Coleonyx* dont le cas est douteux, aucun genre ne le possédait. Ce fait nous induit à penser qu'au moment de l'extension de ce caractère, ce sous-ordre se trouvait déjà séparé de la souche commune aux trois autres. Nous arrivons à la même constatation avec le type V ; moins répandu que B il est présent partout sauf chez les Geckotiens. Il semble donc bien que ce groupe se soit détaché le premier du tronc commun des Lacertiliens actuels. Si l'on admet que V et B sont apparus sur le continent qui, jadis, englobait notamment Madagascar, l'Afrique et l'Amérique du Sud, il faut admettre que la souche qui les contenait s'y trouvait aussi. Iguaniens, Scincomorphes et Anguimorphes en seraient donc originaires. Les Geckotiens, différenciés plus tôt, auraient pu, avant l'apparition de V et B, acquérir une localisation différente des trois autres sous-ordres.

Au niveau des superfamilles et de leurs subdivisions la contribution apportée par ces caractères est aussi notable.

a — Les Iguaniens (fig. 13)

On trouve B dans toutes les familles de ce sous-ordre. Il a totalement remplacé A chez les Agamidés, les Chaméléonidés et les Iguanidés malgaches. Chez les Iguanidés américains, par contre, il s'est introduit sans pour autant pénétrer partout. Il est en particulier absent dans une bonne partie de l'Amérique du Nord comme on le voit sur la figure 8. Sans doute le groupe s'est-il morcelé très tôt, géographiquement ou génétiquement, voire

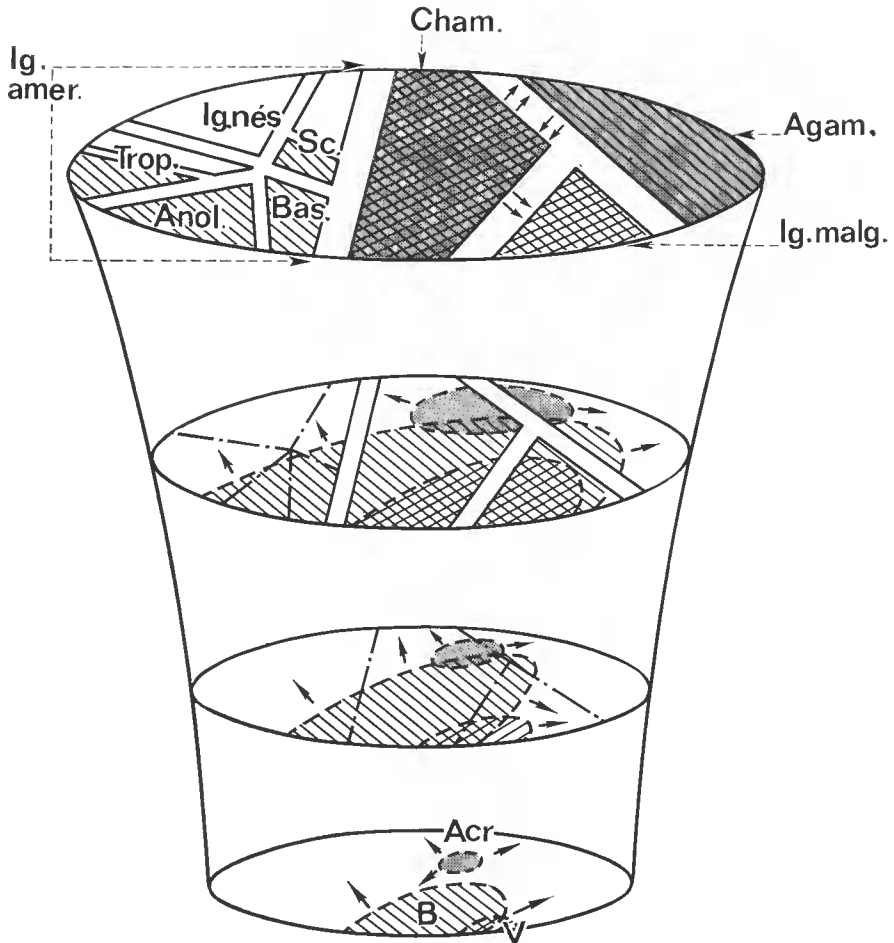


FIG. 13. — Tentative d'explication schématique de la répartition actuelle des types L, V, A, B, pleurodonte et acrodonte chez les Iguaniens.

L'aerodontie et les caractères V et B sont supposés se développer au sein d'une nappe initiale (en blanc) pleurodonte, de type L et où A devait apparaître partout. Les scissions représentées d'abord sont, pensons-nous, géographiques. Celles d'un même plan ne sont pas forcément synchrones. Elles doivent être seulement considérées comme des projections d'événements survenus antérieurement ou postérieurement au plan concerné. Pour bien montrer les particularités de répartition de B chez les Iguanidés américains nous avons imaginé deux étapes intermédiaires entre le plan initial où les Iguanidés constituent un ensemble géographiquement indivis et le plan final qui montre la répartition actuelle des Iguanidés dans le monde. Les flèches qui partent des Chaméléonidés et des Agamidés illustrent le passage de ces animaux vers des blocs continentaux qu'ils n'occupaient pas, d'après notre hypothèse, initialement : l'Afrique pour les Agamidés, Madagascar et l'Asie pour les Chaméléonidés.

Agam., Agamidés ; *Anol.*, Anolinés ; *Bas.*, Basiliscinés ; *Cham.*, Chaméléonidés ; *Ig. amer.*, Iguanidés américains ; *Ig. malg.*, Iguanidés malgaches ; *Ignés*, Iguaninés ; *Sc.*, Scéloporinés ; *Trop.*, Tropidurinés.

sous l'effet de ces deux facteurs réunis, dressant une série d'obstacles à la libre circulation et à l'extension de ce caractère. Rappelons que s'il a totalement remplacé A chez les Anolis et les Basiliscinés, il est inconnu chez les Iguaninés ; enfin, il est en minorité chez les Scéloporinés et les Tropicurinés où sa diffusion a dû être bloquée là aussi par une fragmentation très précoce des lignées.

Le type V, plus tard venu, n'a pas pu pénétrer dans les fragments de souche iguanienne qui allaient donner les Iguanidés américains et les Agamidés. Par contre, il a colonisé en totalité les populations dont devaient dériver Iguanidés malgaches et Chaméléonidés. Comme ces deux groupes se trouvent actuellement mêlés à Madagascar où les Chaméléonidés sont très abondants, on pourrait penser que tous s'enracinent dans une même portion de la souche iguanienne emprisonnée dans cette île et que les Chaméléonidés n'ont que secondairement peuplé l'Afrique. Un fait va à l'encontre d'une telle hypothèse, nous semble-t-il : l'aérodontie des Chaméléonidés. On sait, en effet, que ce caractère a chez les Agamidés, totalement supplanté la pleurodontie. Il aurait dû en être de même dans le morceau de souche isolé à Madagascar si les ancêtres des Chaméléonidés s'y étaient trouvés aussi, puisque la libre circulation des caractères dans cette zone est attestée par le remplacement total de L et A par V et B. Or, les Iguanidés malgaches ne sont pas touchés par l'aérodontie ; ce fait indique, à notre avis, que les Chaméléonidés ne sont pas originaires de cette région. Comme ils abondent en Afrique, d'où les Iguanidés sont absents et où les Agamidés sont rares (trois genres seulement) on peut penser que ce continent, au départ, abritait l'évolution d'un seul groupe iguanien, celui qui devait donner les Chaméléonidés, et que ceux-ci n'ont que secondairement envahi Madagascar comme les Agamidés l'ont peut-être fait pour l'Afrique. La figure 13 nous donne une image schématique de l'évolution des Iguaniens selon notre hypothèse. D'après celle-ci, les Chaméléonidés ne s'enracineraient pas dans les Agamidés mais dériveraient d'un morceau de souche iguanienne déjà partiellement envahi par le caractère d'aérodontie (qui se répandra ici comme chez les Agamidés) et par les caractères V et B (que les Chaméléonidés auront en commun avec les Iguanidés malgaches)¹.

b — Les Geckotiens

Très homogènes pour les caractères qui nous intéressent, ils suscitent peu de commentaires. Il faudrait effectuer plusieurs autres dissections du genre *Coleonyx* pour voir si le dispositif synthétique que nous avons observé chez lui n'est pas instable et si, parfois, une tendance vers A ou B n'est pas décelable. L'option vers B nous paraîtrait très improbable étant donné qu'elle ne s'observe nulle part ailleurs dans ce groupe. Le type V, nous le savons, n'est pas présent chez les Geckotiens. Toutefois certains Geckonidés présentent une altération du type L (L') dont nous avons parlé au début de ce travail et qui nous paraît intermédiaire entre L et V. L'est-elle vraiment et y a-t-il réellement une relation entre son apparition et celle de V ? Nous ne le savons pas. Toujours est-il que ce caractère L' est porté par des genres vivants dans l'hémisphère sud (Afrique méridionale, Australie, Nouvelle-Calédonie) et qu'il pourrait avoir une origine australe comme V.

1. Le morphotype *Chamaeleo* a germé en d'autres points de la nappe iguanienne mais nulle part il n'a connu un succès évolutif comparable à celui qui est le sien dans le bloc afro-malgache.

c — Les Seincormorphes

Le type B a assez largement pénétré dans la souche de sous-ordre mais il est inconnu chez les Seineidés et les Lacertidés. Au sein des Cordylidés et des Gerrhosauridés sa progression s'est trouvée aussi bloquée et un certain nombre de genres ne le possèdent pas. Il n'a colonisé entièrement que les Tëiidés. Cette famille est aussi la seule parmi les Seincormorphes où V ait partout remplacé L. Ailleurs ce caractère n'a pénétré que chez les Lacertidés

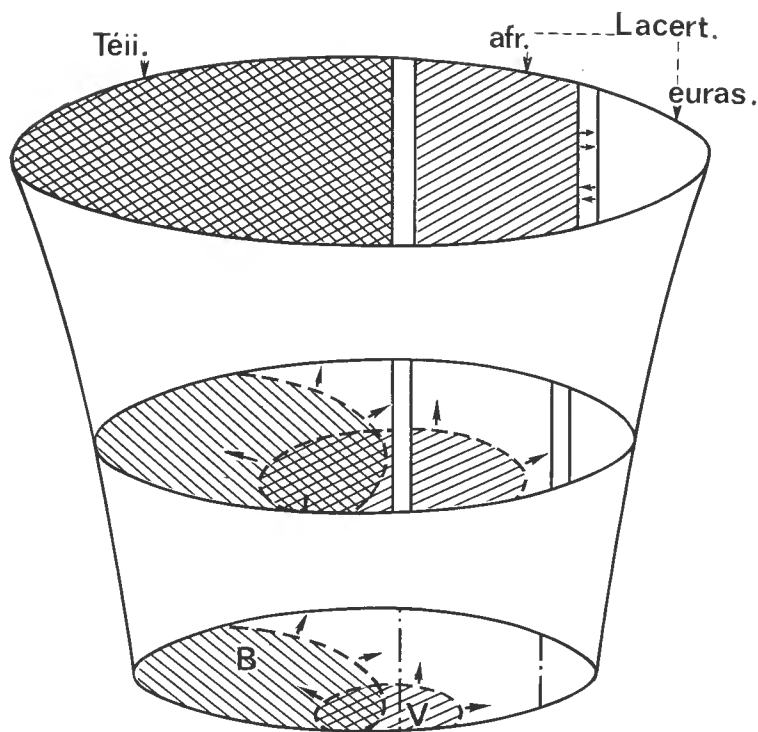


FIG. 14. — Tentative d'explication schématique de la répartition actuelle des caractères L, V, A et B.
Les conventions de représentation sont les mêmes que pour la figure 13.

Lacert. afr., Lacertidés africains ; *Lacert. euras.*, Lacertidés eurasiatiques ; *Tëii.*, Tëiidés.

tidés mais une partie de la famille lui a cependant échappé. Sans doute une scission géographique est-elle responsable de ce phénomène, puisque Lacertidés L et V montrent entre eux des répartitions géographiques sensiblement différentes (fig. 14). Le groupe a semble-t-il été coupé très tôt en deux lots, africain et eurasiatique, qui sont revenus plus tard au contact l'un de l'autre mais à une époque où la libre circulation des caractères n'était plus possible.

d — Les Anguimorphes

Parmi les familles étudiées, seuls les Héliodermatidés, qui vivent dans le Nouveau Monde, possèdent le type B. V, par contre, n'est connu que chez deux familles de l'Ancien Monde : les Lanthanotidés, de Bornéo, et les Varanidés africains et asiatiques. En fait, des deux superfamilles d'Anguimorphes étudiées jusqu'à présent (Anguioïdes et Varanoïdes), seule la seconde nous paraît touchée, et diversement, par les caractères nouveaux venus.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BELLAIRS, A. D'A., 1960. — Reptiles : life, history, evolution and structure, New-York, Harper, 192 p., 12 fig.
- BOULENGER, G. A., 1887. — Catalogue of the lizards in the British Museum (Natural History). 2^e éd., 3 volumes, de 436, 497 et 575 p., 40 pl.
- DIETZ, R. S., et J. C. HOLDEN, 1970. — The breakup of Pangea. *Scientific American*, 223 : 30-41, 11 fig.
- ETHERIDGE, R., 1964. — The skeletal Morphology and Systematic Relationships of Sceloporine Lizards. *Copeia*, 4, December 31 : 610-631.
- GADOW, H., 1881-1882. — Beitrage zur Myologie der Hinteren Extremität der Reptilien. *Morph. Jahrb.*, 7 : 329-466, 5 pl.
- HAINES, R. W., 1950. — The flexor muscles of the forearm and hand in lizards and mammals. *J. Anat. London*, 84 : 13-29.
- HOFFSTETTER, R., 1961. — Revue des récentes acquisitions concernant l'histoire et la systématique des Squamates. Problèmes actuels du Paléont., Colloques internat. du CNRS, Paris : 243-279.
- JULLIEN, R., 1967. — Les deux types d'innervation de la jambe des Lacertiliens. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2^e sér., 38, 1966 (1967) : 767-778, 3 fig.
- LÉCURU, S., 1968. — Myologie et innervation du membre antérieur des Lacertiliens. *Mém. Mus. Hist. nat., Paris*, sér. A., Zool., 48 (3) : 127-215, 70 fig.
- RABL, C., 1915. — Ueber die Muskeln und Nerven der Extremitäten von *Iguana tuberculata* G. *Arb. Anat. Int. Wiesbaden*, 53 : 681-799.
- RENOUS-LÉCURU, S., et R. JULLIEN, — 1971. — Les grands troncs nerveux du zeugopode des Lacertiliens. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 3^e sér., n^o 29, janv.-févr. 1972, Zoologie 23 : 165-206.
- RIBBING, L., 1938. — Die Muskeln und Nerven der Extremitäten, In : BOLK, GÖPPERT, KALLIUS, LUBOSCH, *Handbuch der Vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere*, Berlin und Wien, Urban und Schwarzenberg, 5 : 543-656, 85 fig.

Manuscrit déposé le 27 mai 1971.